Pedobiologia **28**, 225—253 (1985)

Université Pierre et Marie Curie,
Laboratoire Arago, Banyuls-sur-mer, France

Analyses démographiques des populations d'Uropodides (Arachnides: Anactinotriches) de la hêtraie de la Massane, France

Françoise Athias-Binche

Avec 10 figures

(Accepté: 84-12-01)

I. Méthodes, matériel, biologie, détermination des cohortes, longévité, croissance linéaire et pondérale

1. Introduction

Une série de notes a été consacrée à l'analyse quantitative de l'écologie des Acariens Uropodides de la Massane, une hêtraie méditerranéenne des Albères, massif qui constitue l'extrêmité orientale de la chaine des Pyrénées. On trouvera le détail du climat et des principales caractéristiques du milieu dans Athias-Binche (1981d). L'attention a été portée sur les densités et les biomasses, la distribution verticale, la sténotopie, la structure des peuplements, les affinités interspécifiques et interstationnelles et la fonction dans les écosystèmes (Athias-Binche 1981b, 1982a, b, 1983a, b). On a montré que les Uropodides édaphiques constituent un indicateur très sensible de l'activité biologique des sols au niveau de l'interface litière/sol (Athias-Binche 1983b). Pour être exhaustive, cette étude doit s'accompagner d'une analyse démographique, travail qui fait l'objet du présent travail.

L'aspect purement descriptif de la croissance et de la phénologie est complété par une estimation des bilans démographiques, de la production de croissance et de reproduction et du rapport P/B. Le travail se termine par une analyse des stratégies démographiques et de leurs rapports avec le mode de vie et le degré d'évolution écologique du milieu.

2. Méthodes et techniques

2.1. Echantillonnage

La parcelle étudiée est un versant sur sol brun acide situé sur la rive gauche de la rivière Massane; il s'agit de la parcelle RG qui a été décrite en détail dans un travail précédent (Athias-Binche 1981d). Les prélèvements quantitatifs ont une section de 20 cm²; 7 relevés sont effectués chaque semaine. Les données utilisées ici sont les moyennes de 2 relevés successifs. Afin de disposer d'un matériel abondant, l'échantillonnage est complété par 2 relevés semi-quantitatifs hebdomadaires de 250 cm². La litière est prélevée à part du sol, qui est prélevé sur une épaisseur de 2 cm. Les animaux sont extraits classiquement en entonnoirs de Berlese-Tullgren, puis conservés en alcool à 75%. En 2 ans d'échantillonnage (juin 1975—juin 1977), 585 prélèvements quantitatifs et 197 relevés semi-quantitatifs ont été réalisés.

2.2. Observations des animaux, mesures

Les Acariens sont éclaircis en acide lactique pur, puis observés en lame creuse au microscope. Les juvéniles et les oeufs visibles dans les femelles et environ 50% des adultes ont été mesurés (longueur, largeur). Chez les immatures, il faut veiller à ne pas les conserver plus de 5 à 6 jours en acide avant observation pour éviter des gonflements qui nuiraient à la validité des mesures.

Les jeunes sont mesurés pour repérer les phases préecdysiales; cette méthode a déjà été employée

chez *Allodinychus flagelliger* (BERL.) lors d'une analyse démographique d'une population de cette forme du bois mort (ATHIAS-BINCHE 1979a, b, 1978/79) et on ne rappellera que très brièvement cette méthode. Dans la semaine précèdant la mue, les immatures se gonflent d'hémolymphe pendant la lyse et la restructuration des organes internes, cet état préecdysial modifie assez peu la mobilité de l'animal. Il ne s'agit pas d'une croissance vraie, les scutums conservent leurs dimensions, mais la plastocuticule se déplisse et les dimensions de l'animal augmentent brutalement. Pour distinguer les différentes classes de taille et repérer la période préecdysiale signalant le passage d'une stase à la suivante, on peut utiliser une méthode graphique simple proposée par HARDING (1949). Les pourcentages cumulés de chaque classe de fréquences sont portés sur un papier «probit»; ces pourcentages sont alignés lorsque la distribution suit une loi normale. Si au contraire la droite présente des points d'inflexion, la distribution comporte plusieurs populations de tailles différentes. Lorsque les différentes classes statistiques sont ainsi discriminées, il suffit de calculer leurs paramètres, qui sont alors normalement distribués. Les classes de grande taille sont les plus âgées et en phase préecdysiale.

2.3. Masse individueles

Des animaux sont prélevés sur le terrain et extraits vivants sur plâtre de Paris humidifié. Ils sont ensuite anesthésiés aux vapeurs d'acétate d'éthyle, puis pesés sur une microbalance au 1/10 μg près. Certains de ces animaux ont pu être maintenus en élevage, mais le cycle complet n'a pu être observé, les Uropodides édaphiques étant plus exigeants que leurs homologues des biocénoses plus instables (ATHIAS-BINCHE 1981c).

2.4. Climat de la hêtraie de la Massane

L'étude détaillée du bioclimat de la Massane a été publiée par ailleurs (ATHIAS-BINCHE 1981 d) On rappellera que la Massane appartient au groupe des hêtraies méditerranéennes (cf. THIEBAUT 1982). La station se situe dans les climats méditerranéens perhumides frais au sens d'EMBERGER, comme la hêtraie dela Sainte-Baume (Var), qui est légèrement plus froide. La pluviosité annuelle est de 1100 mm et la température annuelle moyenne appartient aux isothermes 10 °C.

Le diagramme ombrothermique de BAGNOULS & GAUSSEN établi pour les 2 années étudiées montre que 1975 a été relativement arrosé en été, puis a connu un épisode aride en octobre (Fig. 1). L'année 1976 présente un cycle plus proche du schéma méditerranéen avec une phase sèche en juillet, mais le mois d'août a été très arrosé. L'automne et l'hiver ont été plus humides que l'année précèdente. Janvier, mai et juin 1977 ont été très pluvieux. On verra plus bas comment l'humidité ou la sécheresse peuvent influencer la phénologie des Uropodides.

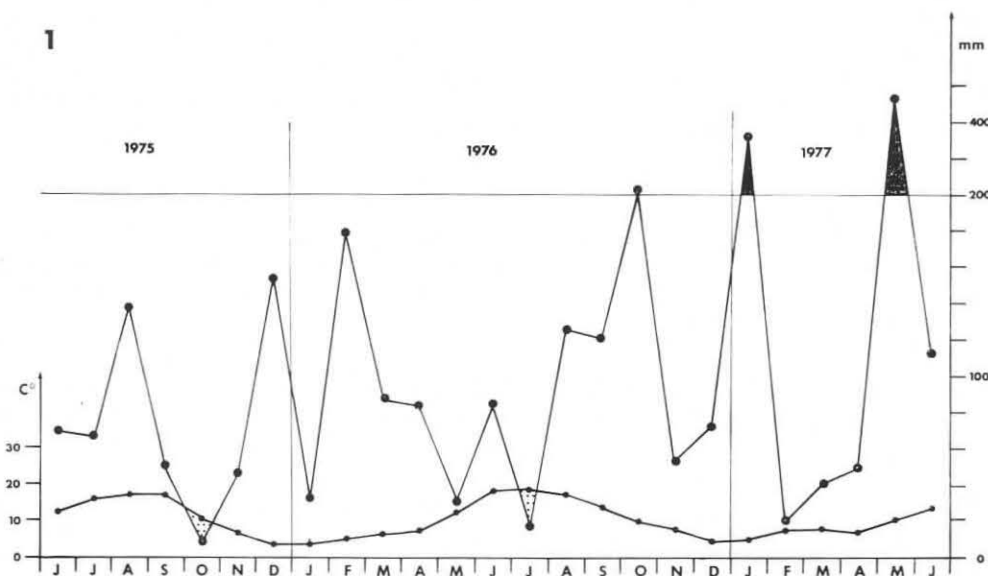


Fig. 1. La Massane. Diagramme ombrothermique de la période étudiée. °C: température mensuelle moyenne; mm: pluviosité mensuelle en mm (1 °C = 2 P mm).

3. Résultats

3.1. Rappel sommaire de la biologie des Uropodides

On ne fera que rappeler quelques caractéristiques de la biologie des Uropodides; on en trouvera le détail dans un travail précèdent (ATHIAS-BINCHE 1981c). Les Uropodides sont des Acariens lents, consommateurs de matière organique vivante, d'origine végétale ou animale, qui est ingérée sous forme liquide ou en petites particules (comme les levures ou les algues unicellulaires). Ce ne sont donc pas des décomposeurs vrais et il se situent pour cette raison en fin de chaine trophique au sein du sous-système sol; c'est d'ailleurs pourquoi ces Acariens sont très sensibles à toute altération de l'activité biologique des sols.

La fécondation est externe, le mâle produit un sac spermatique qu'il transmet à la femelle pendant la pariade sexuelle. La femelle introduit ensuite progressivement le spermatophore dans son endogyne pendant que le mâle reste agrippé à le femelle. Autour de ce schéma général se greffent des comportement variés qui dépendent de l'espèce ou du biotope. Ce pseudo-accouplement, très élaboré pour de si petits Invertébrés, augmente les probabilités de réussite de la reproduction.

L'oeuf est télolécyte et généralement de grandè taille (Tableau 3). La femelle gravide porte 2 à 4 oeufs pré-matures, elle n'en pond, qu'un à la fois et les pontes sont espacées d'environ 24 h. D'après des données d'élevages, la femelle produirait un maximum d'une soixantaine d'oeufs dans sa vie.

Le développement postembryonnaire des Uropodides comprend 4 stases (au sens de GRANDJEAN 1969): la larve hexapode, la protonymphe, la deutonymphe et l'adulte. Selon les conditions d'élevage et les espèces, l'éclosion a lieu de 8 à 26 jours après la ponte, la larve mue au bout de 13 à 39 jours, la protonymphe mue après 2 semaines à 2 mois. La longévité de la deutonymphe est très variable et peut aller de 3 à 5 mois; la mue imaginale peut aussi être différée de plusieurs mois si les conditions sont défavorables. Les adultes vivent de 2 à 5 mois. Le développement demande donc rarement moins de 3 mois et la longévité totale est voisine d'un an. La deutonymphe est plus résistantes que les autre stases aux aléas mésologiques, la sécheresse notamment. Chez certaines formes, elle peut être aussi phorétique obligatoire ou facultative selon le biotope spécifique de l'espèce (ATHIAS-BINCHE 1984). La deutonymphe apparait comme la principale forme de résistance et de dissémination de l'espèce.

Comme chez beaucoup d'autres Acariens, la parthénogénès est très fréquente chez les Uropodides. Un de ses avantages serait de limiter l'occurence de gènes peu compétitifs (SUOMALAINEN et al. 1976); on peut évoquer aussi la possibilité de produire des jeunes lorsqu'une population est diluée en substrat pauvre par exemple.

3.2. Liste des espèces rencontrées et principales caractéristiques

On trouvera ci-dessous la liste des Uropodides édaphiques de la Massane. Outre ces populations, l'analyse portera aussi sur *Allodinychus flagelliger* (BERLESE 1910), une forme phorétique du bois mort et dont l'écologie et la démographie sont différentes des espèces édaphiques (ATHIAS-BINCHE 1977, 1978/79, 1979).

Polyaspidoidea *sensu* ATHIAS-BINCHE & EVANS (1981)

Trachytes aegrota (KOCH, 1841). Espèce paléarctique qui connait sans doute à la Massane sa limite méridionale. Commune dans les régions tempérées, peu abondante à la Massane (moins de 3 individus m^{-2}). Parthénogénétique, non phorètique, litiéricole stricte et sténotope à la Massane (Tableau 1).

T. lamda BERLESE, 1903. Espèce d'Europe moyenne et méridionale, peu fréquente en zone euméditerranéenne. Relativement peu abondante à la Massane (25 ind. m^{-2}). Parthénogénétique, non phorétique. Litièricole assez sténotope (Tableau 1).

T. sp. *aff. T. baloghi* HIRSCHMANN & Z.-NICOL, 1969. Parthénogénétique, non phorétique. Rare à la Massane (1 ind. m^{-2}), mais mieux représenté dans les formations euméditerranéennes des Pyrénées-Orientales. Humicole (Tableau 1).

Tableau 1. Distribution verticale et sténotopie chez les Uropodides édaphiques de la Massane (d'après ATHIAS-BINCHE 1982b)

	L%	ST		L%	ST
T. aegrota	99,8	27,3	*O. minimus*	38,5	11,3
O. alveolus	95,0	48,9	*P. quadrangularis*	36,6	23,3
T. lamda	75,7	25,5	*A. coriacea*	32,6	12,8
U. carinatus	72,0	15	*C. erlangensis*	28,6	19,7
N. catalonica	48,3	14,2	*T. cf baloghi*	23,8	77,1

Note: L%: pourcentage de l'abondance des individus dans la litière, ST: sténotopie dans la parcelle RG, différence de la fréquence maximale à la fréquence minimale des espèces le long des 22 niveaux du transect, ST est d'autant plus élevé que l'espèce est sténotope.

Polyaspinus quadrangularis ATHIAS-BINCHE 1981. Un des rares Uropodides à nettes tendances prédatrices. Assez abondant à la Massane (33 ind. m^{-2}) où l'espèce est humicole (Tableau 1), parait plus rare en formation euméditerranéennes. Non phorétique.

Uropodoidea *sensu* ATHIAS-BINCHE & EVANS 1981

Cilliba erlangensis (HIRSCHMANN & Z.-NICOL 1969)[1]. Europe tempérée, relativement peu abondante à la Massane (20 ind. m^{-2}), plus rare en formations euméditerranéennes. Parthénogénètique, phorétique facultative.

Olodiscus minimus (BERLESE, 1910). Cette espèce parthénogénétique et phorétique facultative est remarquable par sa très large répartition en Europe et par sa plasticité écologique exceptionnelle pour un Uropodide édaphique. Se rencontre dans tous les types de sols, même des sols très dégradés après incendie en zone méditerranéenne; capable de coloniser des substrats artificiels (ATHIAS & MIGNOLET 1979). Il s'agit peut-être d'un groupe d'espèces jumelles ou plus probablement d'une mosaïque de population car la phorésie facultative contribue à maintenir un certain flux génique qui est au contraire atténué chez les populations édaphiques non phorétiques. A la Massane, c'est l'espèce la plus abondante (227 ind. m^{-2}), elle est hyperdominante dans les rankers dégradés. Sans spécificité humicole ou litiéricole (Tableau 1), eurytope et peu sensible à l'activité biologique des sols.

Neodiscopoma catalonica ATHIAS-BINCHE, 1981. Espèce méditerranéenne qui présente des affinités avec des formes italiennes; zones supra- et euméditerranéennes des Pyrénées-Orientales en forêt. A la Massane, occupe le second rang derrière *O. minimus* (190 ind. m^{-2}) et concurrence cette espèce dans les sols les plus riches en litière (ATHIAS-BINCHE 1983a). Strate indifférente, assez eurytope (Tab. 1).

Urodinychus carinatus (BERLESE, 1888). Italie, forêts mésoméditerranéennes des Pyrénées-Orientales. Grande forme litièricole, non phorétique, moyennement abondante à la Massane (28 ind. m^{-2}).

Oodinychus alveolus ATHIAS-BINCHE, 1981. Grande forme litièricole stricte des forêts méditerranéennes les plus humides des Pyrénées-Orientales. Non phorétique, rare à la Massane (1 ind. m^{-2}).

Armaturopoda coriacea ATHIAS-BINCHE, 1981. Petite forme humicole, non phorétique, actuellement uniquement connu de la Massane où elle est relativement abondante (67 ind. m^{-2}).

Sur les 10 espèces édaphiques recensées, l'analyse démographique ne portera que sur les 6 populations les plus abondantes.

1) Synonyme de *Cilliba massanae* ATHIAS-BINCHE, 1981. Une analyse biométrique de plusieurs populations européennes que j'ai effectuée récemment en collaboration avec le Dr. J. BLOSZYK, Poznan, Pologne, a montré que la population de la Massane est à la limite de l'aire de cette espèce, qui va de l'Europe de l'Est à Atlantique en passant par l'Allemagne. Il s'agit donc d'une variété géographique et non d'une espèce vraie.

3.3. Dimensions et biomasses

La méthode de HARDING permet de distinguer 2 à 3 classes de taille chez les immatures (Fig. 2, Tableau 2). Chez les deutonymphes, la phase préecdysiale est bien individualisée et les distributions de fréquences sont souvent bimodales; chez les larves et les protonymphes, la variance est plus forte et seule la méthode de HARDING permet de discriminer les différents stades (Fig. 2). On a aussi calculé le test t sur la différence des moyennes des longueurs chez les adultes des formes bisexuées. Les longueurs des femelles sont significativement différentes des mâles chez *N. catalonica* et *U. carinatus* (Tableau 2), le calcul n'a pas été effectué pour *O. alveolus* qui est représenté par un très petit nombre d'exemplaires.

Les oeufs matures sont de grandes dimensions (Tableau 3), la longueur de l'oeuf représente de 30 à 49% de la longueur de la femelle; cette proportion dépasse 60% chez *O. minimus* qui est une petite espèce (Tableau 2, 3). L'oeuf est plus large que l'orifice génital, mais ses enveloppes élastiques lui permettent une certaine déformation lors de la ponte.

Le poids frais des différentes stases figure au Tableau 4; en comparant ces données aux dimensions (Tableau 2), on note qu'à longueur comparable, les Uropodoidea ont un poids supérieur à celui des Polyaspididoidea parceque leurs téguments sont plus sclérotisés. Pour visualiser ce phénomène, le diagramme des relations taille/masse a été réalisé pour les espèces de la Massane; on y a joint les mesures de 5 autres espèces récoltées à Meerdael (Moyenne-Belgique) et étudiées dans des travaux précèdents (ATHIAS & MIGNOLET 1979; ATHIAS-BINCHE 1982b), ceci afin d'augmenter le nombre de couples de valeurs.

Chez les Uropodoidea, le coefficient de corrélation taille/masse est de 0,928 (significatif à 99,9% pour 9 couples de valeurs) et de 0,800 chez les Polyaspididoidea (non significatif pour N = 6). Les différences tiennent surtout aux pentes des droites de régression (Fig. 3), les équations étant respectivement $Y = 0{,}203\,x - 83{,}7$ et $y = 0{,}032\,x + 1{,}37$, on voit que le poids augmente plus rapidement en fonction de la taille chez les Uropodoidea. D'un

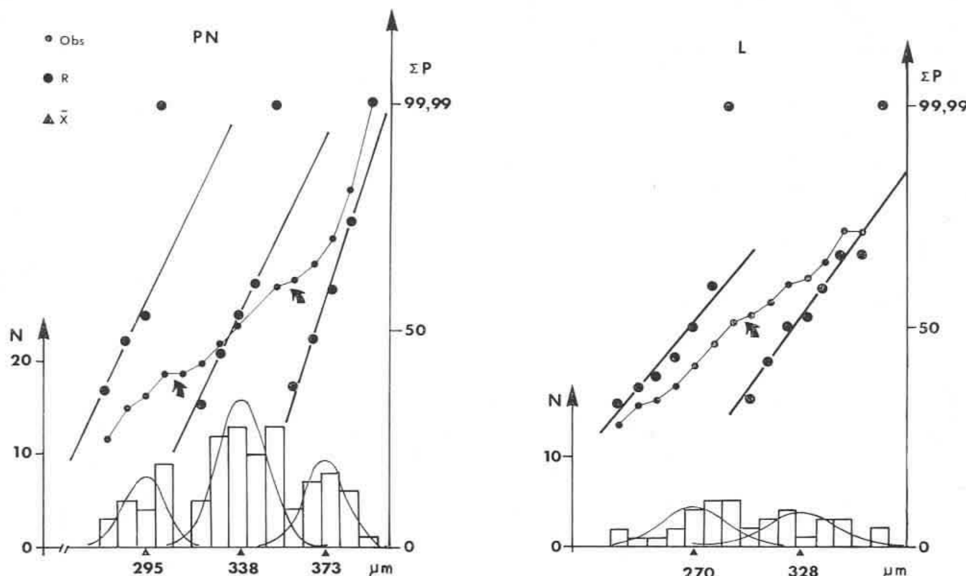


Fig. 2. Histogramme des fréquences de tailles, exemple de détermination de classes de taille chez les larves (L) et les protonymphes (PN) d'*O. minimus*. P: pourcentages cumulés des fréquences en échelle probit; N: fréquence par intervalle de 10 µm; Obs: alignement des probits observés; R: réalignement des probits après discrimination des populations et ajustement des fréquences à la loi normale; x̄: moyenne des nouvelles classes de tailles.

Tableau 2. Longueur (μm) des différentes stases et des classes de taille déterminées par la méthode de Harding

Espèce	♀	♂	DN 1	DN 2	PN 1	PN 2	PN 3	L 1	L 2	t	S
O. minimus	442.5		395.5	419.0	295.2	338.1	373.8	270	328.8		
CV	2.8		1.4	1.4	3.0	3.1	2.3	7	8.4		
N	180		58	84	21	53	26	20	15		
N. catalonica	572.0	586.4	485.1	520.3	300.6	373.0	436.9	294.8	356.6	8,13	99,9 %
CV	2.3	2.0	2.7	5.8	4.4i	6.1	4.5	0.2	9.1		
N	99	101	82	112	12	22	32	27	9		
U. carinatus	864.4	880.7	699.5	792.4	503.6	590.3	664.0	312.8	409.2	2,68	99 %
CV	3.4	3.1	4.0	4.1	6.6	4.1	0.8	8.4	7.8		
N	44	45	13	24	22	19	4	10	24		
C. erlangensis	528.2			477.3		287.4			220.4		
CV	2.5			1.8		11.8			16.2		
N	24			11		7			13		
A. coriacea	458.8	460.4	420.0	464.8	294.8		375.2	257.1	304.2	0,88	
CV	2.7	2.2	3.4	3.6	10.8		5.0	7.4	5.7		
N	67	92	42	27	18		24	7	7		
T. aegrota	642.0			548.6		315.2			301.2		
CV	3.0			5.8		6.3			16.2		
N	8			10		10			5		
T. lamda	585.0		486.4	530.1	386.0		422.7	251.2	295.8		
CV	1.5		1.3	2.4	10.4		2.4	4.1	5.9		
N	72		11	29	16		13	8	12		
P. quadrangularis	614.8	614.8	520.7	578.0	364.4		440.0		365.1	0	—
CV	3.0	2.7	3.1	1.3	3.7		4.4		17.7		
N	24	50	13	8	9		6		7		
O. alveolus	864.8	848.0		681.6		560.1			433.6	non calculé	
CV	3.3	5.5		4.8		8.8			13.1		
N	5	8		5		7			7		
T. cf. baloghi	637.2			566.4							
N	9			2							

Note: DN 1, 2, PN 1, 2, 3, L 1, 2: resp. classes de tailles chez les deuto-, les protonymphes et les larves, CV: coefficient de variation ($100\ \sigma/\bar{x}$), N: nombre d'individus mesurés, t: test sur la différence des longueurs mâle/femelle, S: seuil de signification de t sur la différence des moyennes.

Tableau 3. Dimensions minimales et maximale (Min., Max. μm) des oeufs mesurés dans les femelles

Espèce	Min.		Max.		N	%L/♀
	L	l	L	l		
O. minimus	40	40	280	200	87	63
N. catalonica	132	92	230	180	30	40
U. carinatus	276	100	318	192	6	36
C. erlangensis	156	104	258	198	14	48
A. coriacea	120	110	200	140	9	43
Tr. lamda	140	100	260	200	27	44
P. quadrang			229	163	4	48
O. alveolus			262	172	3	30
Tr. cf. bal.			208	322	4	32

Note: L: longueur, l: largeur, N: nombre d'individus mesurés, %L/♀: pourcentage de la longueur maximale de l'oeuf à la longueur de la femelle.

Tableau 4. Masse individuelle (μg, masse frais) des 4 stases chez les espèces de la Massane (d'après ATHIAS-BINCHE 1982b)

Espèce	Adulte	DN	PN	L
O. minimus	12.0	8.1	5.7	3.4
N. catalonica	24.0	12.0	9.2	4.9
U. carinatus	77.0	49.8	20.9	8.7
C. erlangensis	29.0	20.7	10.5	5.4
A. coriacea	13.5	10.4	6.1	3.6
T. aegrota	24.2	19.7	10.0	5.0
T. lamda	19.0	14.1	7.8	4.3
P. quadrangularis	20.0	14.8	8.1	4.4
O. alveolus	112.0	69.8	27.1	11.5
T. cf. baloghi	19.0	14.1	7.8	4.3

Note: DN, PN, L: resp. deuto-, protonymphes et larves.

point de vue écologique, on notera que les Uropodoidea consacrent une fraction importante de la production à l'élaboration d'une carapace sclérotisée inerte et sans fonction métabolique, la proportion de la production de reproduction en diminue d'autant comme on le verra dans la suite de ce travail. La Fig. 3 montre aussi que l'éventail des dimensions est bien plus large chez les Uropodoidea, ce qui traduit une diversité taxonomique, morphologique et écologique plus étendue. Ainsi, en Europe, si l'on compte environ une centaine de genres attribués aux Uropodoidea, on ne relève qu'une dizaine de genres chez les Polyaspidisoidea.

3.4. Détermination graphique des générations

Pour rechercher le début et la fin de chaque génération, j'ai utilisé une méthode graphique simple, qui est relativement approximative, mais qui a l'avantage de bien repérer les classes modales. On représente dans un premier temps les effectifs de chaque stases à chaque quinzaine. La période principale de recrutement d'une stase est repérée par son mode, la fin de la période d'occurrence de la stase est signalée par la diminution des effectifs et l'augmentation de la fréquence des immatures en phase préecdysiale. On calcule aussi la biomasse moyenne de la population pour chaque quinzaine, soit $B = b_i/N$, avec b_i, la biomasse de la population au temps i et N l'effectif total. La biomasse moyenne maximale est égale au masse d'un adulte, et la valeur minimale correspond à la masse d'une larve. Lorsque la biomasse moyenne de la population diminue, on assiste à une période de recrutement d'immatures, au contraire, lorsque la biomasse tend vers son maximum, la population est dominée par les adultes. Enfin le décompte des oeufs matures contenus dans les femelles gravides permet de préciser le début d'une nouvelle génération.

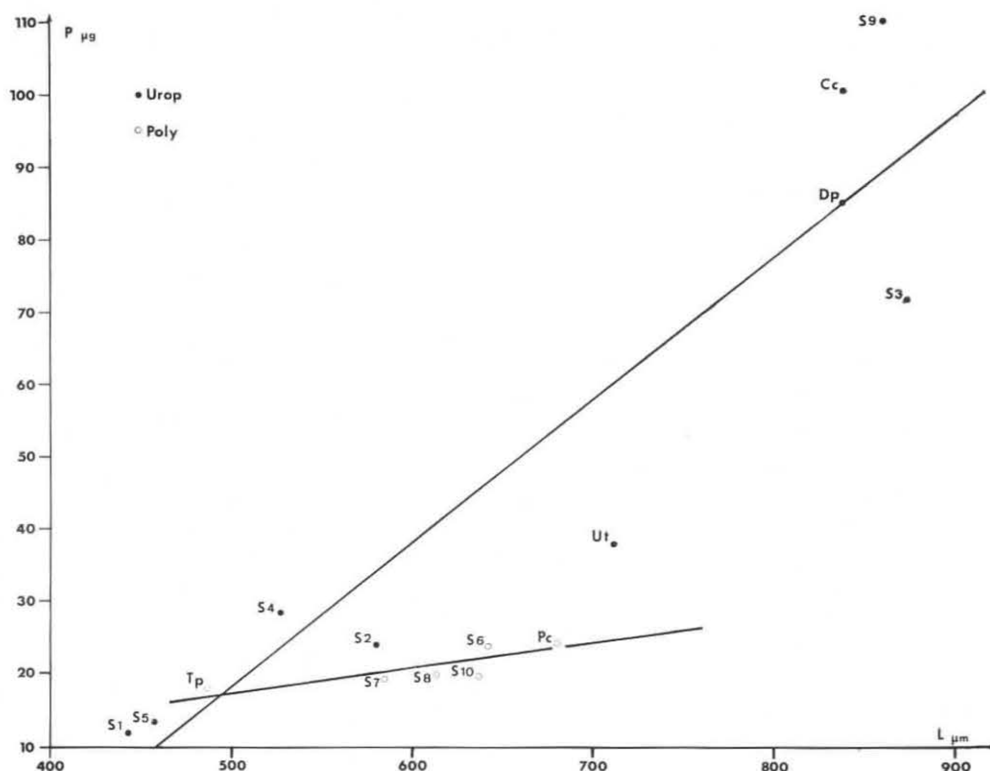


Fig. 3. Droites de régression taille/masse (L µm/P µg) des adultes chez les Uropodoidea et les Polyaspididoidea. Espèces de la Massane: S1: *O. minimus*, S2: *N. catalonica*, S3: *U. carinatus*, S4: *C. erlangensis*, S5: *A. coriacea*, S6: *T. aegrota*, S7: *T. lamda*, S8: *P. quadrangularis*, S9: *O. alveolus*. S10: *T. cf. baloghi*. Autres espèces: Cc: *Cilliba cassidea*, Dp: *Dinychus perforatus*, Pc: *Polyaspinus cylindricus*, Tp: *Trachytes pi*, Ut: *Urodiaspis tecta*.

Cette méthode a plusieurs limites, dont beaucoup sont communes à toute analyse démographique chez les Invertébrés. D'une part, la probabilité de capture d'une phase est proportionnelle à sa durée de vie: des stades fugaces, comme les larves ou les immatures en période préecdysiale ont une faible probabilité de capture et leur effectif est souvent sous-estimé, il faudra donc effectuer des corrections pour évaluer leur effectif réel. D'autre part, dans les populations à faible turn-over et à rythme saisonnier peu marqué, comme *A. coriacea* et *P. quadrangularis*, les générations se chevauchent, surtout chez les adultes et il devient délicat de bien distinguer les différentes cohortes. Malgré ces inconvénients, l'analyse des variations de la biomasse moyenne permet généralement de bien discriminer les principales phases du cycle biologique.

La Fig. 4 présente un exemple d'utilisation de cette méthode pour *O. minimus*. Les femelles récoltées en 1975 appartiennent à la génération 1 qui s'éteint en novembre. Fin 1975, on ne récolte que quelques oeufs et des protonymphes de 2ème génération. Par contre, les deutonymphes, qui vivent plus longtemps, ont été prélevées en plus grand nombre. La mue des larves a sans doute été très rapide et leur probabilité de capture très faible. La biomasse moyenne est maximale en septembre-octobre, signalant l'acmé des adultes de 1ère génération (Fig. 4: ♀1), elle diminue ensuite avec l'arrivée des jeunes de la génération 2 (Fig. 4: PN2, DN2), l'éclosion des larves a donc dû avoir lieu en septembre-octobre. Les deutonymphes de la seconde génération muent rapidement pour engendrer des femelles: la biomasse moyenne

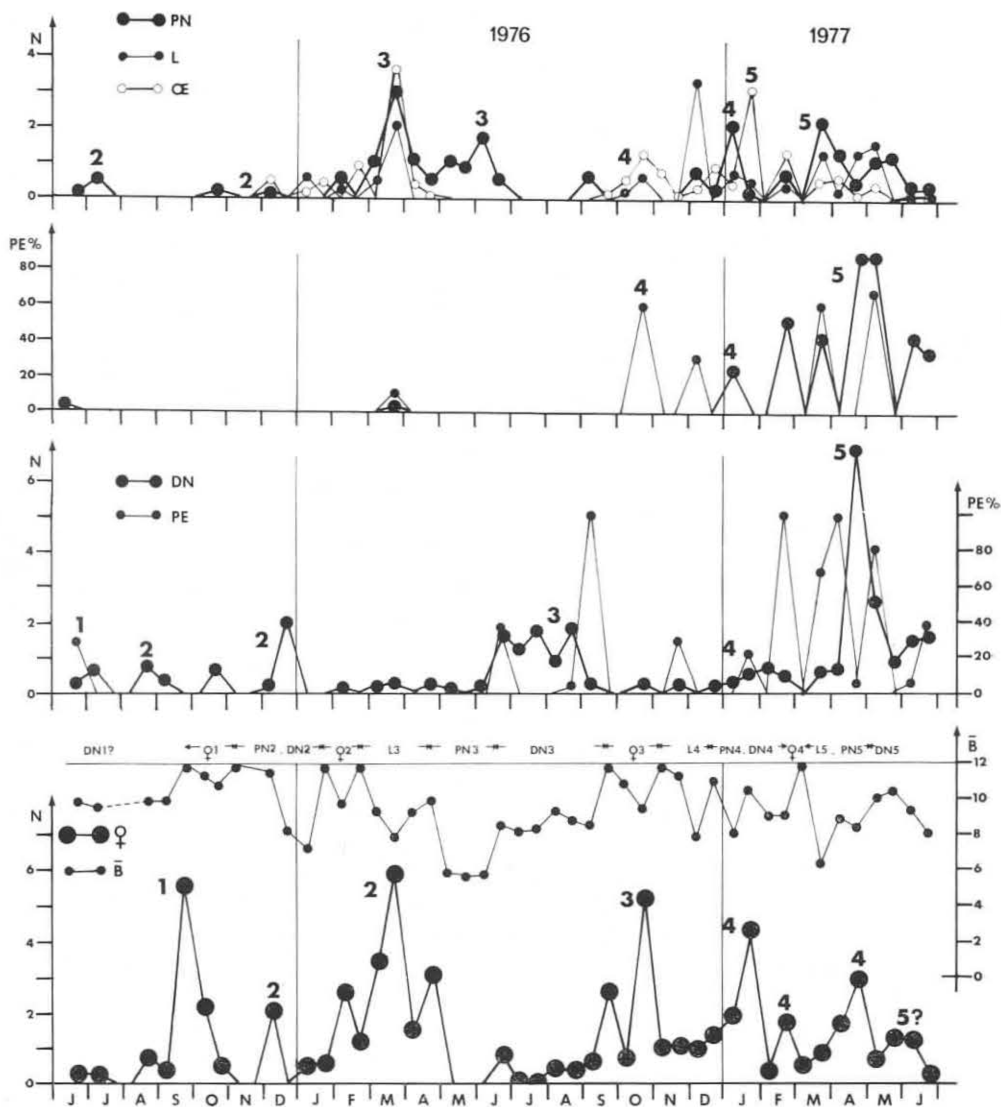


Fig. 4. Phénologie, détermination des cohortes et des générations chez *O. minimus* à la Massane. N: nombre d'individus. 10^{-2} m^{-2}; PE %: pourcentage d'immatures en phase préecdysiale; B̄-: biomasse moyenne de la population (mg m^{-2}); PN: protonymphe; L: Larve; OE: oeufs comptés dans les femelles; DN: deutonymphe; ♀ femelles; les chiffres gras signalent les générations.

atteint son maximum en février-mars (Fig. 4: ♀2). Les oeufs sont pondus et les larves de la génération 3 éclosent avec un maximum en mars 1976, évènement confirmé par la diminution concommitante de la biomasse moyenne (Fig. 4: L3). De mars à juin, on récolte les protonymphes 3, puis de juin à août, les deutonymphes 3. Les mues imaginales sont massives au mois de septembre 1976 où 100 % des deutonymphes sont prélevées en phase préecdysiale. La biomasse moyenne augmente ensuite avec l'apparition des femelles de la 3ème génération (Fig. 4: ♀3). Les jeunes femelles pondent et les éclosions des larves de 4ème génération débutent en octobre pour atteindre un maximum en décembre 1976 (Fig. 4: L4). Les larves muent

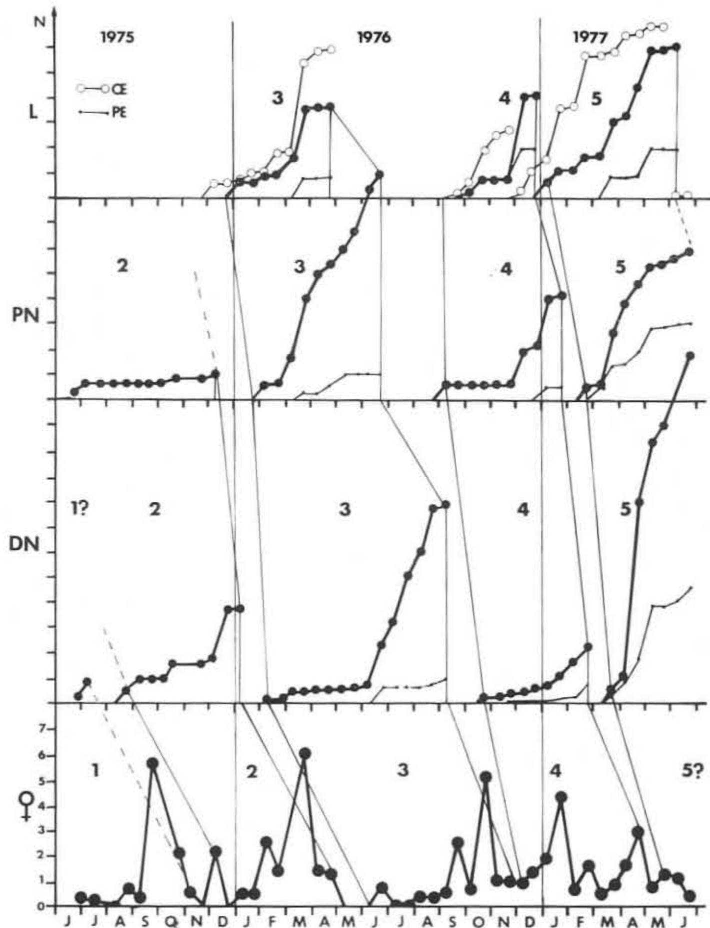


Fig. 5. Générations et cohortes chez *O. minimus*, effectifs moyens par quinzaine ($N \cdot 10^{-2}\ m^{-2}$), données cumulées pour les oeufs et les immatures. OE, L, PN, DN, O: resp. Oeufs, larves, proto- et deutonymphes, femelles; PE: immatures en phase préecdysiale. Les générations 3 et 4 sont complètes.

rapidement et les protonymphes 4 apparaissent en décembre-janvier. La mue suivante est très rapide et les jeunes deutonymphes subissent immédiatement leur mue imaginale, peu d'entre elles ont pu être prélevées et de fait, la plupart ont été récoltées à l'état de jeunes femelles. Pendant cette période, tous les immatures ont mué dès le début du mois de mars 1977 et la biomasse moyenne atteint rapidement son maximum avec l'émergence des jeunes femelles de la 4ème génération (Fig. 4: ♀4). Les pontes suivent immédiatement et les éclosions sont marquées par une baisse brutale de la biomasse moyenne fin mars (Fig. 4: L5). Les protonymphes surviennent en avril, puis elles muent en avril pour produire les deutonymphes de la 5ème génération. A la fin de l'échantillonnage, en mai-juin 1977, on observe les premières mues imaginales et sans doute le début de l'apparition des jeunes femelles de la dernière génération.

On remarque que les pontes et surtout les éclosions ont surtout lieu pendant les périodes pluvieuses, comme on peut l'observer par exemple en novembre-décembre 1975, au printemps et à l'automne 1976, puis en hiver et au printemps 1977. Les deutonymphes muent

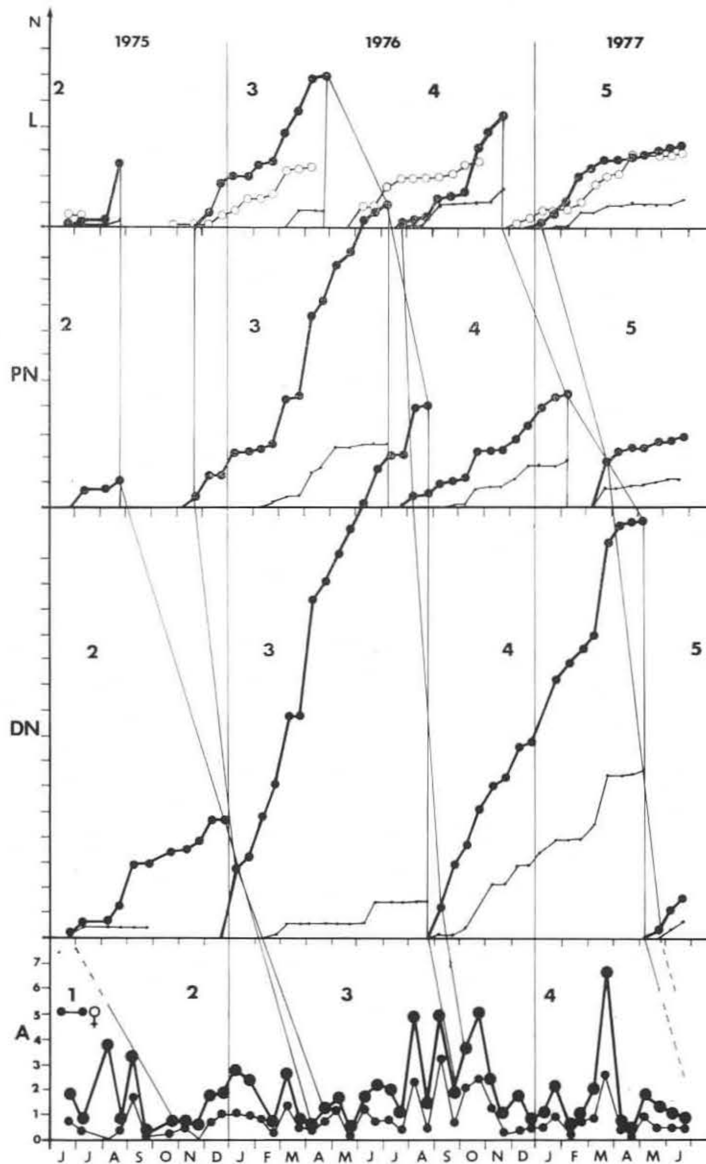


Fig. 6. Mêmes caractéristiques que fig. 5 pour *N. catalonica*. A: adultes. Seule la génération 3 est complète.

plus rapidement pendant les périodes humides, c'est notamment le cas des deutonymphes 2 et 4. En revanche, en été, surtout lorsqu'il est relativement sec comme en 1976, les deutonymphes entrent en estivation et la mue est retardée, les deutonymphes ont alors une durée de vie plus longues que celles des périodes humides. En automne 1975 qui a été aussi assez sec, les mues imaginales ont été retardées jusqu'en janvier-février. On notera de même que le cycle d'émergence des jeunes femelles est calqué sur la pluviosité, à la fois parceque les mues imaginales surviennent surtout en saison humide, mais aussi parceque les animaux

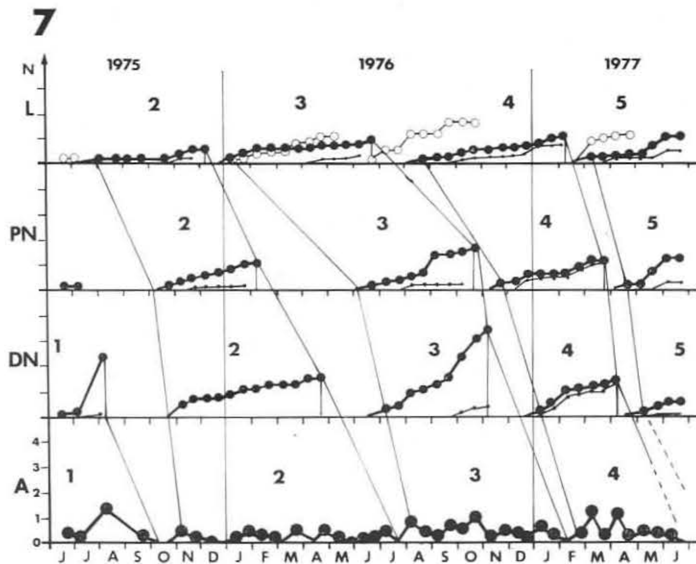


Fig. 7. Mêmes caractéristiques que Fig. 5 pour *U. carinatus*. La génération 2 est sans doute incomplète pour la génération 2, la génération 3 est complète, il manque sans doute l'extinction des adultes de génération 4.

peuvent migrer en profondeur dès que l'évaporation augmente dans le sol. Pendant ces migrations, l'activité biologique est moindre parceque les ressources trophiques sont plus limitées dans les strates profondes.

La durée d'une génération varie donc selon les saisons et les conditions climatiques. Des données récentes, obtenues dans une subéraie des Albères, en climat plus sec, indiquent que le cycle d'estivation est bien plus prononcé qu'à la Massane. L'estivation est encore plus longue dans des parcelles incendiées: le couvert végétal et la litière ayant été détruits, l'évaporation estivale est encore plus marquée. Cette plasticité écologique est surtout notable chez *O. minimus*, forme euryèce et opportuniste; les autres Uropodides rencontrés à la Massane sont plus spécialisés et moins capables d'adapter leur cycle aux variations du milieu.

Les différentes limites des générations étant maintenant connues, il suffit de tracer les courbes cumulées des immatures et des oeufs, encore portés par les femelles gravides, le plateau final signalant alors le passage à la stase suivante. En réunissant entre elles les limites des cohortes successives, on obtient une visualisation des différentes générations (Fig. 5 à 8).

3.5. Exemples de suivi des générations

On donnera 4 exemples graphiques de la succession des cohortes et des génération) (Fig. 5 à 8).

A la Massane, *O. minimus* pond et se reproduit surtout pendant les périodes humides, comme on l'a vu plus haut. En 2 ans de relevés, on peut observer 5 générations de femelles, la dernière étant incomplète (Fig. 5). Pour le détail des fluctuations saisonnières, on se reportera aux commentaires du § 3.4.

Chez *N. catalonica*, les pontes et les émergences de larves sont plus régulières et paraissent moins dépendantes des paramètres climatiques (Fig. 6). Les oeufs d'hiver donnent rapidement des larves de printemps; il existe ensuite un certain délai en été entre la production d'oeufs par les femelles, la ponte et l'éclosion des larves d'automne. Les protonymphes sont surtout abondantes en été, ce qui explique que *N. catalonica* soit restreint aux forêts les les plus humides et les plus ombragées de la région méditerranéenne car la protonymphe est relativement moins résistante à la sécheresse que la deutonymphe (Athias-Binche

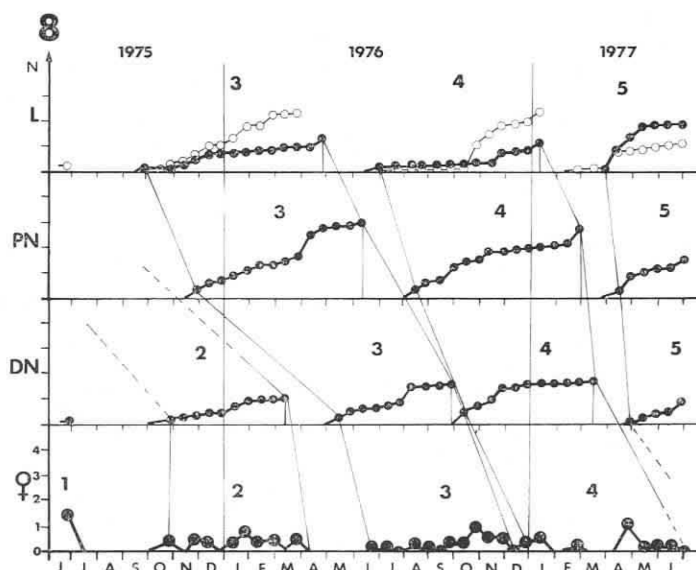


Fig. 8. Mêmes caractéristiques que Fig. 5 pour *T. lamda*. La génération 3 est complète, il manque sans doute les derniers adultes de génération 4.

1981c) et supporterait mal une estivation sévère. Les protonymphes sont aussi, abondantes en janvier. Les deutonymphes sont longévives, on en récolte toute l'année mais leur acmé est surtout estivale et vernale. On observe des adultes toute l'année, les variations saisonnières sont moins marquées que chez *O. minimus*. Contrairement à cette dernière espèce, les femelles peuvent pondre en été et quelques éclosions ont eu lieu en août 1976; toutefois, la majorité des éclosions ne survient qu'en automne après les premières pluies. En deux ans de relevés, on n'observe que 4 générations, la longévité est donc supérieure à celle de *O. minimus*.

Chez *U. carinatus*, les séquences d'apparition des jeunes sont très régulières (Fig. 7), la production d'immatures est plus faible que dans les deux cas précédents, les adultes sont aussi moins nombreux. Les larves naissent en automne et au printemps, les cohortes d'hiver et d'été sont bien délimitées chez les protonymphes et les deutonymphes. Si le rythme d'émergence des juvéniles est bien marqué et comparable d'une année à l'autre, les mues imaginales sont régulièrement étalées sur toutes les saisons et les effectifs des adultes fluctuent relativement peu contrairement aux espèces précédentes, ce qui fait qu'il est assez difficile de distinguer des périodes privilégiées de recrutement de jeunes adultes. On constate un certain décalage entre le nombre de juvéniles et le nombre d'adultes, la mortalité des adultes est précoce et doit succéder immédiatement la reproduction. La phénologie est relativement indépendante des conditions climatiques chez *U. carinatus;* de plus, cette grande forme litièricole peut difficilement migrer en profondeur pendant les périodes sèches; c'est pourquoi cette espèce se limite aux formations arborées les plus humides. D'autre part, comme beaucoup d'Uropodides litièricoles, cette forme est plus sensible que *N. catalonica* et surtout *O. minimus* à l'activité biologique du substrat (ATHIAS-BINCHE 1982a), c'est pourquoi on la trouve dans les milieux les plus riches à forte activité de décomposition.

Les différentes générations de femelles sont bien distinctes chez *T. lamda* (Fig. 8). Les pontes et l'émergence des larves a lieu une fois par an, mais elles s'étalent sur plusieurs mois, en général de l'automne au printemps. Les pontes et les éclosions paraissent plus fréquentes pendant les périodes humides (novembre 1975 à avril 1976, octobre 1976 à janvier 1977 et pontes précoces du printemps humide en mai-juin 1977). Comme chez *O. minimus*, les mues imaginales paraissent favorisées pendant les phases pluvieuses et les femelles sont aussi abondantes pendant l'été.

3.6. Durée de vie des générations et des cohortes

Les repères graphiques des Figures 5 à 8 indiquent qu'une génération de l'oeuf à l'adulte dure un minimum de 6 mois chez les Uropodides étudiés. Sur une période d'échantillonnage de 2 ans, on observe aux mieux 2 générations complètes. La première génération est souvent tronquée car l'effectif cumulé des immatures ne représente qu'une partie de ceux qui ont été produits aux cours des quinzaines précédant le début de l'échantillonnage. Dela même façon, la fin de la dernière génération est inconnue puisque les derniers adultes peuvent mourir après la fin de l'échantillonnage.

Ces commentaires amènent quelques réflexions sur les méthodes d'étude de la démographie des Acariens du sol, animaux minuscules, cachés sous la litière et dont l'élevage est souvent difficile. D'une part, il va sans dire qu'une parfaite connaissance biologique et systématique du matériel est indispensable, et qu'il est évident que tous les juvéniles des espèces en présence doivent être identifiés de façon précise. D'autre part, comme au début du programme de recherche la durée d'une génération est *a priori* inconnue, une durée d'échantillonnage de 2 ans ou plus doit être considérée comme un minimum si l'on veut observer au moins deux générations complètes, du moins en climat tempéré où la longévité varie de 3 mois à un an environ en milieu naturel. En climat froid, par contre, la durée de vie peut être considérablement allongée: ainsi certains Oribates peuvent vivre jusqu'à 4 ans au Canada (MITCHELL 1977). En outre, chez les Acariens édaphiques, qui vivent donc dans un milieu en principe très tamponné, en l'absence de facteurs de perturbation les bilans démographiques évoluent peu d'une année sur l'autre. Chez les Acariens des biocénoses temporaires ou limitées par contre, il existe une dynamique très variable selon l'année et selon la saison, qui est liée aux variations du milieu et à des dynamiques de colonisation/émigration. Dans ces derniers cas, les échantillonnages doivent couvrir plusieurs années (ATHIAS-BINCHE 1978/79, 1979).

Pour estimer la durée de vie des différentes stases et celle des différentes génération, il suffit de repérer sur les graphiques (Fig. 5 à 8) le nombre de quinzaines qui séparent l'apparition de la première larve de la disparition des derniers adultes. On obtient ainsi une longévité théorique maximale qui ne se rencontrerait que si la première larve éclose avait pu survivre assez longtemps pour être le dernier adulte à mourir.

Le raissonnement est le même pour chaque stase; l'age maximal d'une larve, par exemple, correspondrait au cas où la première larve émergeant serait aussi la dernière à muer en protonymphe et ainsi de suite.

Pour évaluer l'âge moyen de chaque stase, notion plus proche de la réalité *in natura*, on réunit graphiquement chaque mode correspondant à l'effectif maximal de chacune des 4 classes d'âge en partant du maximum d'oeufs portés par les femelles, en postulant que les femelles gravides pondent rapidement (ce qui peut être faux car il existe un délai plus ou moins long entre l'émergence des jeunes adultes et la ponte, cf. FERNANDEZ & ATHIAS-BINCHE, sous presse). Les données sont ensuite répertoriées et les durées de vie sont calculées pour une génération moyenne (soit la moyenne de 2 à 3 générations complètes). Ces estimations sont globales car on ne connait pas l'âge exact de chaque individu chez les Invertébrés étudiés sur le terrain (le détail de chaque génération d'hiver et d'été sera étudié chez *O. minimus* dans le cadre d'un programme en cours consacré à la comparaison de la dynamique les populations de la Massane et de subéraies incendiées ou protégées de feu).

Chez les Uropodides édaphiques, la durée moyenne d'une génération ne dépasse jamais 1 an et varie de 8 mois chez *O. minimus* à 11 mois chez *T. lamda* (Tableau 5). Les adultes ont une durée de vie courte ne dépassant guère un mois en moyenne (étant entendu qu'il s'agit de données de terrain et que leur vie peut être artificiellement prolongée en élevage). La plus grande part de la vie des Uropodides s'effectue donc à l'état juvénile, période qui dure de 6 à 9 mois (Tableau 5). La durée du développement post-embryonnaire représente au minimum 76% chez *O. minimus* (espèce à durée de vie relativement brève et qui se reproduit rapidement) et 90% au maximum chez *A. coriacea* (Tableau 6). Rappelons qu'il s'agit de cohortes moyennes et que ces durées peuvent varier selon les saisons, notamment chez

Tableau 5. Age des différentes stases (mois) et durée totale d'une génération moyenne des 6 espèces d'Uropodides édaphiques de la Massane et de *A. flagelliger*, forme phorétique du bois mort

Espèce		L	PN	DN	A	+	DA
A. flagelliger	MAX	9.5	10.0	11	11.5	22.5	9
	X	3.6	5.1	9.2	9.7	12.2	2.5
O. minimus	MAX	3.0	5.2	7.0	8.2	10.2	2.0
	X	1.5	4.1	6.1	7.6	8.0	0.4
N. catalonica	MAX	4.7	7.2	9.5	9.7	12.5	2.8
	X	2.3	6.0	7.7	9.6	10	0.4
U. carinatus	MAX	5.3	8.0	9.1	9.4	12.7	3.3
	X	2.6	6.6	8.5	8.8	9.9	1.1
V. coriacea	MAX	2.5	8.0	10.0	10.5	11.5	1.0
	X	1.2	5.2	9.0	9.5	10.0	0.5
T. lamda	MAX	6.7	8.2	10.2	11.2	14.2	3.0
	X	3.8	7.5	9.2	10.7	11.5	1.3
P. quadrangul.	MAX	4.5	7.7	9.5	10.5	12.0	1.5
	X	3.0	6.1	8.6	9.5	10.0	0.5

Note: MAX: âges et durées théoriques maximums; X: âges et durées moyens, L: larve; PN: protonymphe; DN: deutonymphe; A: adulte; +: extinction de la cohorte; DA: durée de vie à l'age adulte.

O. minimus. La longévité est plus importante chez *A. flagelliger*, avec une durée de vie totale maximale de 22 mois et une durée moyenne de 12 mois. Cette durée est due à la longueur du voyage des deutonymphes phorétiques qui émigrent au printemps pour revenir en automne. Le développement est bloqué pendant la phorésie et la mue imaginale est différée (Athias-Binche 1979).

3.7. Croissance linéaire et pondérale

L'âge moyen des différentes stases étant connu, il devient possible d'établir des tables de croissance linéaire et pondérale (ces données sont présentées sous forme de tableau, le lecteur intéressé pourra en faire les graphes). Selon les conventions (*cf.* par exemple Levêque et al. 1977), les résultats sont exprimés en pourcentage de la durée de vie totale, 100% correspondant à l'extinction des derniers adultes, et en pourcentage de la longueur ou du poids frais, 100% correspondant à la longueur ou au poids de l'adulte.

En moyenne, les Uropodides édaphiques passent 82% de leur vie à l'état immature. Ce sont *O. minimus* et *N. catalonica* qui présentent la plus faible durée à l'état juvénile (Tableau 6: %x); D'un point de vue écologique, ces espèces se reproduisent plus rapidement que les formes à développement post-embryonnaire plus lent.

En ce qui concerne la croissance en longueur, la taille des larves est proportionnellement plus grande chez les espèces de petites dimensions; ainsi, la longueur de la larve représente plus de 60% de la taille adulte chez *O. minimus* et *A. coriacea*. En outre, chez ces deux espèces, la croissance est linéaire de la larve à l'adulte. Chez les autres espèces, dont la taille de la larve est inférieure à 60% de celle de l'adulte, on observe un rattrapage au passage protonymphe/deutonymphe qui est marqué par une brusque augmentation de taille. Chez *U. carinatus*, espèce de grandes dimensions et à sculptures cuticulaires importantes (Athias-Binche 1981a), ce seuil survient plus tardivement au passage deutonymphe/adulte.

Chez les petites espèces *O. minimus* et *A. coriacea*, les larves représentent plus de 25% de la masse des adultes. La croissance pondérale est linéaire de la larve à la deutonymphe, la mue imaginale est marquée par une brusque prise pondérale, due essentiellement à la sclérotisation de la cuticule. Chez les autres espèces, la prise de poids est plus précoce et survient à partir de la deutonymphe sauf chez *U. carinatus* dont la larve ne représente que 11% du masse de l'adulte, le gain de poids s'accélère dès la protonymphe et le passage deutonymphe/adulte (qui est proportionnellement très rapide) est marqué par un gain de masse extrême-

Tableau 6. Table de croissance en taille et en masse des Uropodides édaphiques de la Massane

Espèce	ST	% x	% L	% P
O. minimus	L	18,7	66,7	28,3
	PN	51,2	76,4	47,5
	DN	76,2	92,5	67,5
	A	95,0	100,0	100,0
N. catalonica	L	23,0	53,5	20,4
	PN	60,0	63,9	38,3
	DN	77,0	86,8	50,0
	A	96,0	100,0	100,0
U. carinatus	L	26,2	41,3	11,3
	PN	60,6	67,0	27,1
	DN	85,8	85,5	64,6
	A	88,8	100,0	100,0
A. coriacea	L	12,0	61,0	26,6
	PN	52,0	72,8	45,1
	DN	90,0	96,2	77,0
	A	95,0	100,0	100,0
T. lamda	L	33,0	46,7	22,6
	PN	65,2	69,1	41,0
	DN	80,0	86,8	74,2
	A	93,0	100,0	100,0
P. quadrangul.	L	30,0	59,3	22,0
	PN	61,0	65,4	40,5
	DN	86,0	89,0	74,0
	A	95,0	100,0	100,0

Note: ST: stase, % x: pourcentage de la durée de vie totale (extinction des derniers adultes), % L: pourcentage de la longueur de l'adulte, % P: pourcentage du masse de l'adulte, L, PN, DN, A: resp. Larve, proto-, deutonymphe, adulte.

ment important qui est dû à l'élaboration de téguments sclérifiés et ornementés. On remarque que les deux représentants des Polyaspididoidea, *T. lamda* et *P. quadrangularis* ont des modèles de croissance pondérale très voisins.

A natalité comparable, les petites espèces consacrent donc une grande part de la production à la reproduction; au contraire, les espèces de grande taille très sclérifiées utilisent une grande part de leur production à la croissance.

II. Bilans démographiques, production, rapport P/B et stratégies démographiques

3.8. Bilans démographiques

3.8.1. Méthodes

Les bilans démographiques sont calculés d'une part pour une génération moyenne (moyenne de 2 à 3 générations complètes selon l'espèce) et d'autre par pour une durée d'un an (janvier à décembre 1976, période pendant un minimum d'une génération complète).

Le nombre total d'oeufs pondus est égal au nombre d'oeufs matures prêts à être pondus auquel s'ajoute l'effectif cumulé des larves, chiffre qui estime l'abondance des oeufs produits, puis éclos. Il s'agit d'une estimation minimale puisque l'on ignore le taux de mortalité entre la ponte et l'éclosion des larves.

Le recrutement en immatures est égal au nombre cumulé des larves pendant une génération ou une année. Les chiffres doivent être corrigés lorsque l'équation fondamentale de la dynamique des populations n'est pas vérifiée. Les larves sont en effet fragiles et peuvent mourir pendant l'extraction et un certain nombre peut avoir mué entre 2 échantillonnages. L'équation fondamentale (*cf.* Williamson 1972) a la forme $N_{x+1} = N_x + B\text{-}D$, avec N, l'effectif total de la population respectivement aux quinzaines x et x + 1, B, les naissances et D, les morts (on suppose que l'émigration et l'immigration sont négligeables dans les populations édaphiques). On corrige B lorsque $N_{x+1} > N_x$ de façon a restaurer l'égalité de l'équation; la valeur corrigée de B est fréquemment voisine de l'abondance des protonymphes, ce qui signale des mues de larves entre 2 relevés successifs.

Tableau 7. Bilans démographiques de 7 populations d'Uropodides de la Massane

(A) Espèce	AP	OEUFS	R	nxA	F	N	R_0
O. minimus	5.8	15.3	13.7	5.2	2.6	0.46	0.89
N. catalonica	2.6	38.4	28.6	2.2	14.7	0.57	0.84
U. carinatus	0.7	5.8	5.0	0.8	8.2	0.52	1.14
A. coriacea	2.6	8.3	7.4	2.6	3.2	0.55	1.00
T. lamda	0.8	3.5	2.8	0.8	4.3	0.58	1.00
P. quadrangularis	1.6	6.3	5.5	1.4	3.9	0.57	0.87

(B) Espèce	A	OEUFS	R	F	N	d_{JUV}	d_A
O. minmus	11.1	37.8	28.3	3.4	17.4	36.0	52.3
N. catalonica	7.1	55.2	50.5	7.7	12.8	5.2	59.0
U. carinatus	1.1	10.5	8.0	9.5	15.7	7.9	67.5
A. coriacea	2.3	11.7	7.5	5.1	9.3	12.7	41.5
T. lamda	1.7	12.4	9.0	7.3	16.6	22.2	73.7
P. quadrangularis	3.6	7.7	6.6	2.1	6.7	10.1	42.8
A. flagelliger	245.8	3687.0	2352.0	15.0	18.5	36.8	88.5

Note: (A) Bilan d'une génération moyenne, (B) Bilan annuel.
AP: nombre d'adultes parents ($N \cdot 10^{-2}/m^2$ et N/1000 cc de bois chez *A. flagelliger*), OEUFS: nombre d'oeufs; R: recrutement; nxA: nouveau adultes; F: fécondité; N: taux de natalité; R_0: taux net de reproduction; d_{JUV}: mortalité juvénile, pour 100 oeufs(OEUF-DN/OEUF); dA: mortalité de l'oeuf au jeune adulte.

Le nombre d'adultes produits est égal à l'abondance maximale des adultes de chaque génération (cf. première partie de ce travail, Fig. 5 à 8).

La fécondité d'une cohorte est égale au total des oeufs rapportés au nombre d'adultes parents (OEUF/A). Il s'agit d'une évaluation minimale; en élevage les femelles peuvent produire de 30 à 60 oeufs dans leur vie parceque la mortalité est faible et la vie artificiellement prolongée. La fécondité annuelle correspond au rapport du total des oeufs au total des adultes.

La natalité est égale au recrutement en larves. Comme pour la fécondité, il s'agit d'une évaluation *a minima*, le nombre de décès entre l'éclosion et la mue larve/protonymphe n'étant pas connu avec précision. Le taux de natalité est égal au recrutement rapporté à la densité moyenne de la population pendant une génération ou une année. La natalité annuelle est souvent supérieure à la natalité d'une génération, surtout chez les espèces sexuellement matures précocement et à durée de vie courte, comme *O. minimus*, les périodes de reproductions sont plus nombreuses que les espèces longévives (Tableaux 7).

Le taux net de reproduction R_0 est calculé par la formule simplifiée de SOUTHWOOD (1978). La durée t d'une génération étant connue, on a $R_0 = N(x + t)/Nx$, avec N l'effectif de la stase x.

3.8.2. Résultats

La fécondité moyenne d'une génération dans les conditions de la Massane est de 6,15; la fécondité est la plus élevée chez *N. catalonica* et la plus faible chez *O. minimus* (Tableau 7A). Le taux de natalité moyen d'une génération est de 5,4; ce rapport est peu variable d'une espèce à l'autre, il est très légèrement plus faible chez *O. minimus*. Les résultats sont tout à fait différents pour les bilans annuels, les espèces à turn-over rapide comme *O. minimus* et *T. lamda* (cf. Tableau 6, 1ère partie du travail) auront une fécondité annuelle moindre et un taux de natalité plus élevé que les espèces moins précoces et plus longévives (comparer Tableau 7A et 7B).

Le taux net de reproduction R_0 est en moyenne de 0,95 pendant la période étudiée (Tableau 7A); les populations édaphiques se maintiennent donc relativement stables d'une génération à la suivante. Le cas est différents chez les espèces des biocénoses plus variables ou limitées. Par exemple, chez la forme lignicole phorétique *A. flagelliger*, le taux net de reproduction varie selon que la population est en période de colonisation du bois fraichement abattu ou qu'elle décline au fur et à mesure du pourrissement du bois mort

(ATHIAS-BINCHE 1979). Ainsi pendant 5 années successive, R_0 a diminué de 57, 5 en phase de colonisation, à 4,0; 2,4; 0,56 puis 0,37. Il faut ajouter que ces fluctuations ne sont pas dues uniquement à des variations de fécondité, de natalité et de mortalité, mais qu'elles sont compliquées par la balance des flux d'immigration et d'émigration des deutonymphes phorétiques, stades qui jouent un rôle très important dans la dynamique de la population.

Comparé aux populations édaphiques, le taux de natalité annuel moyen est très élevé chez *A. flagelliger* (Tableau 7B), bien que sa longévité soit supérieure. C'est que la stratégie démographique de cette espèce est sensiblement différente des formes qui vivent dans le sol: *A. flagelliger* produit beaucoup d'immatures, dont la plupart seront disséminés au stade de deutonymphes phorétiques émigrantes, individus qui seront perdus pour la population puisque ces départs ne seront pas forcément compensés par un retour équivalent de deutonymphes immigrantes (ATHIAS-BINCHE 1979). Ainsi le taux de juvénilité (effectif annuel des immatures/population annuelle totale) représente 79% chez *A. flagelliger;* cette proportion est moindre chez les populations édaphiques, les jeunes constituent au maximum 75% de la population chez *O. minimus*, on a ensuite 69% chez *T. lamda*, 65% chez *U. carinatus*, 54% chez *N. catalonica* et 51% chez *A. coriacea*. Chez les populations édaphiques, chez les espèces pour qui la production de jeunes est primordiale, la parthénogenèse est un avantage: la production de reproduction, les taux de natalité et de juvénilité en sont d'autant augmentés puisque le nombre d'adultes est 2 fois moindre, c'est notamment le cas chez *O. minimus* et *T. lamda* (Tableau 7B).

3.8.3. Courbes de survie

Les courbes de survie sont établies classiquement en décomptant le nombre de survivants de chaque stase pour 100 oeufs. Pour comparer toutes les espèces, la durée de vie totale est rapportée à 100% (*cf.* données du Tableau 6).

La courbe de survie est peu convexe chez *O. minimus* (Fig. 9) avec une forte mortalité juvénile (*cf.* Tableau 7B). Chez les autres populations édaphiques, la courbe est plus proche du type 1 décrit par SLOBOTKIN (1962 *in* SOUTHWOOD 1978) avec une mortalité juvénile régulière et une mortalité rapide à l'âge adulte. Dans ce groupe, c'est *T. lamda* qui a la plus forte mortalité juvénile et *N. catalonica* la plus faible. La mortalité au passage deutonymphe/adulte est voisine de 56% sauf chez *A. coriacea* et *P. quadrangularis* pour qui elle est remarquablement faible (Tableau 7B). Chez ces 2 espèces humicoles, qui vivent dans un substrat plus tamponné que la litière, la production de jeunes et la mortalité juvénile apparaissent limitées.

Chez *A. flagelliger*, la mortalité juvénile est importante (Fig. 9), les pertes sont surtout sensibles au stade de deutonymphe phorétique; de fait, certaines meurent effectivement de leur voyage, mais d'autres colonisent d'autres arbres morts pour fonder une colonie.

3.9. Production et rapport P/$\overline{B}$

3.9.1. Méthodes

La production secondaire est la matière vivante élaborée par une population. Il s'agit essentiellement de la production de croissance (croissance pondérale, élaboration de l'exosquelette, *etc.*) et de laproduction de reproduction, production de gamètes et surtout d'oeus.

La production est le plus généralement calculée sur une durée d'un an, ce qui permet de comparer des populations différentes. La production de croissance est calculée par la formule de BOYSEN-JENSEN (*in* LEVÊQUE *et al.* 1977) où $P = N_2(W_2 - W_1) + (N_1N_2) \cdot (W_2 - W_1)/2$; cette formule peut s'exprimer plus simplement (ALLEN 1950 *in* LAVELLE 1978), soit $P = (N_1 + N_2)/2 \cdot (W_2 - W_1)$, avec P, la production du temps 1 au temps 2; N_1 et N_2, les effectifs de la population et W_1 et W_2, les masse moyennes. Les masse moyennes se calculent en divisant la biomasse totale de la population au temps considéré par le nombre d'individus; la masse moyenne individuelle augmente lorsque la population est en phase de croissance. Dans le cas de la Massane, la production annuelle est la somme des productions calculée pour toutes les quinzaines de l'année 1976.

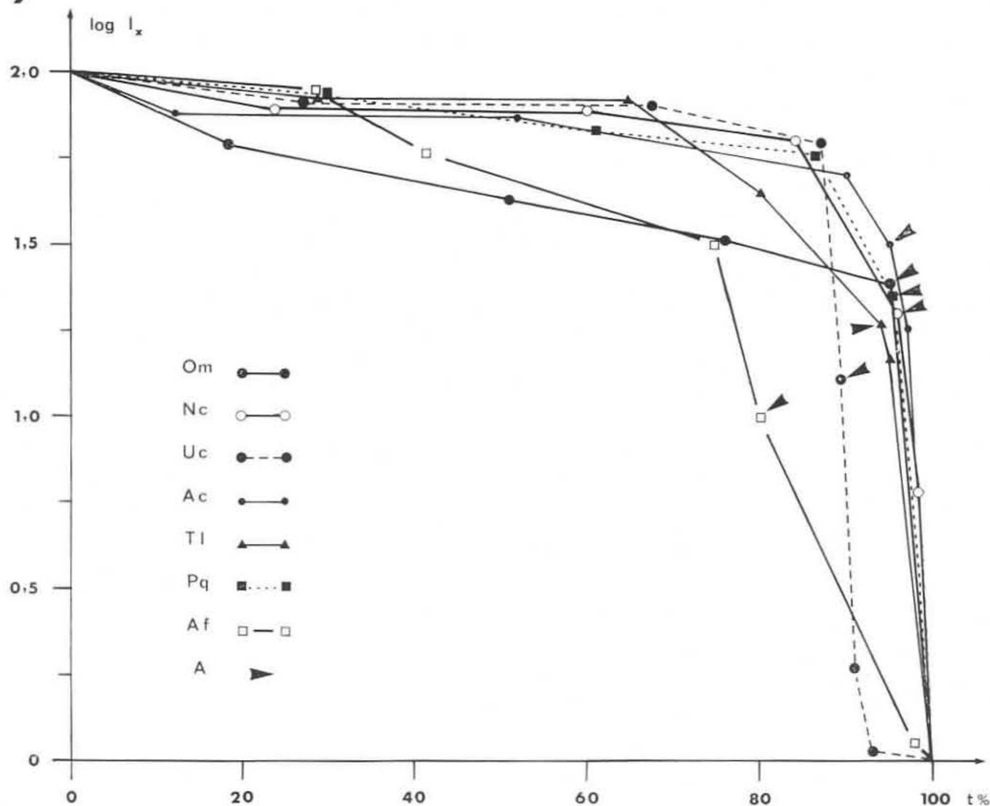


Fig. 9. Courbes de survie des Uropodides de la Massane, coordonnées semi-logarithmiques.
l_x: nombre de survivants pour 100 oeufs pour les 4 stases; t %: pourcentage dela durée de vie totale; On: *O. minimus;* Nc: *N. catalonica;* Uc: *U. carinatus;* Ac: *A. coriacea;* Tl: *T. lamda*; Pq: *P. quadrangularis;* Af: *A. flagelliger;* A: émergence des jeunes adultes.

La production de reproduction est estimée selon la méthode utilisée par LAVELLE (1978); dans le cas présent ont a estimé la masse de l'oeuf égal à la masse de la larve; il existe une légère sous-estimation parce que l'on néglige la masse des enveloppes. La production de croissance est égale à la masse totale d'oeufs produits en 1 an.

Le rapport de la production à la biomasse moyenne, $P/\overline{B}$, estime la vitesse de renouvellement de la biomasse des populations (voir LEVÊQUE *et al.* 1977, LAVELLE 1978, LAMOTTE & MEYER 1978). La biomasse annuelle moyenne est égale à la biomasse cumulée d'une population pendant 1 an divisée par le nombre de dates de relevés. Dans le cas présent, avec une périodicité d'une semaine, $\overline{B} = \sum B/24$. La rapport $P/\overline{B}$ permet de comparer des espèces très diverses puisque la relation est indépendante de la taille de l'échantillon et du mode de prélèvement. Ce rapport diminue en relation avec la longévité des espèces: une espèce longévive se reproduisant généralement plus lentement que les espèces à vie courte (Tableau 9).

Les résultats concernent la proportion de la biomasse affectée à la production d'oeufs par femelle et pour l'ensemble des adultes, la production de croissance calculée par la formule d'ALLEN, la production de croissance, la biomasse annuelle moyenne, le rapport $P/\overline{B}$ pour la production de croissance et ce rapport pour la production totale et le pourcentage de la production affecté à la reproduction (Tableau 8).

Tableau 8. Production et rapport P/B chez les Uropodides de la Massane

	Pr/♀	Pr/A	Pc	Pr	B	Pc/B	P/B	P %
Om	0,83	0,83	5,87	12,85	12,40	2,21	7,0	68,6
Np	1,46	0,73	11,26	27,06	17,17	1,57	5,3	70,6
Uc	1,07	0,53	17,38	87,50	10,34	1,68	9,5	33,4
Ac	1,33	0,66	2,27	4,20	1,20	1,83	5,2	65,0
Tl	1,67	1,67	4,63	5,22	0,79	5,80	15,0	53,0
Pq	0,88	0,44	1,27	3,38	1,30	0,97	3,5	72,7
Af	1,30	0,65	13,86	22,58	10,42	1,33	3,5	62,0

Note: Pr/♀: proportion de la production de reproduction rapportée à la biomasse moyenne des femelles, Pr/A: ce rapport pour l'ensemble des adultes, Pc: production de croissance annuelle (mg/m² pour le peuplement édaphique et mg/1000 cc de bois chez *A. flagelliger*), Pr: production de reproduction annuelle, B: biomasse annuelle moyenne, Pc/B: rapport P/B pour la production de croissance, P/B: rapport P/B pour le total production de groissance + production de reproduction, P % = 100 Pr/(Pr + Pc), pourcentage de la production de reproduction, *Om: O. minimus*, *Np: N. catalonica*, *Uc: U. carinatus*, *Ac: A. coriacea*, *Tl: T. lamda*, *Pq: P. quadrangularis*, *Af: A. flagelliger*.

3.9.2. Résultats

T. lamda est l'espèce qui produit le plus de matière vivante sous forme d'oeufs avec un rapport production d'oeufs/masse des adultes supérieur à 1 (Tableau 8). Cette espèce a une faible production de croissance consacrée à la sclérotisation de l'exosquelette puisqu'il s'agit d'un Polyaspididoidea (cf. Fig. 3, 1ère partie du travail). En outre, *T. lamda* est une espèce parthénogénétique à forte natalité (Tableau 7B). A l'opposé, *P. quadrangularis*, qui est aussi un Polyaspididoidea, mais une espèce bisexuée à faible taux de natalité, la part de la production de reproduction est bien moins élevée. Chez les autres espèces, qui appartiennent toutes aux Uropodoidea aux téguments plus sclérifiés, la part de la production de croissance est plus importante. Parmi ces Uropodides, *O. minimus* a la plus forte proportion de production de reproduction car c'est une petite espèce parthénogénétique à natalité annuelle élevée. Chez une espèce de grandes dimensions au contraire, comme chez *U. carinatus*, aux téguments épais et ornementés et qui est bisexuée, la part de la production de gamètes est bien moindre. Le modèle de croissance en taille et en poids est en outre très différent chez ces deux exemples: chez *O. minimus* l'accroissement pondéral est régulier et pratiquement linéaire; chez *U. carinatus* au contraire il existe une crise de croissance pondérale brusque au passage deutonymphe/adulte qui signale l'élaboration de la carapace de l'adulte (Tableau 6, 1ère partie du travail). Le modèle de croissance est donc différent, il est marqué par une production de croissance très rapide au moment de l'émergence des adultes chez *U. carinatus*.

La production de croissance de l'ensemble des Uropodides édaphiques est de l'ordre de 43 mg m^{-2} an^{-1} et la production de reproduction de 140 mg an^{-1}, soit une production totale de 183 mg m^{-2} an^{-1} (1,8 kg ha^{-1} an^{-1}). On remarque que la production de reproduction excède la production de croissance; ce résultat pose le problème de la comparaison des données bibliographiques, peu d'auteurs signalant si le rapport P/$\overline{B}$ a trait uniquement à la production de croissance ou bien à la production totale (*cf.* Tableau 9). Quelque soit l'issue de cette question, les chiffres de la productivité des Uropodides obtenus à la Massane sont certainement plus faibles que dans les écosystèmes forestiers tempérés où la biomasse des Uropodides est plus élevée qu'à la Massane où les conditions édaphiques sont moins favorables (Athias-Binche 1981d). La production de croissance est la plus élevée chez *N. catolonica* car c'est une espèce dont la densité est équivalente à celle d'*O. minimus*, mais dont la masse individuelle est double (Tableau 4 première partie du travail).

Le rapport P/$\overline{B}$ (avec P la production totale) est en moyenne de 7,6 chez les Uropodides édaphiques de la Massane. C'est une valeur élevée si on la compare aux données du Tableau 9, mais les auteurs ne signalent pas toujours s'il prennent en compte la production de croissance uniquement ou bien la production totale (Tableau 9). En considérant la production totale

Tableau 9. Quelques exemples de rapport P/B chez divers organismes d'après plusieurs auteurs

Organismes	P/$\overline{B}$	Longévités (années)	Auteurs
Vertébrés			
Poissons	0,3—3,5	1,25—17	Plusieurs in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Perca fluviatilis	0,3	13	Plusieurs in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Reptiles	2,3—3,3	1	BARBAULT (1974) in LEVÊQUE *et al.* (1974)
Oiseaux *(Gypohierax angolensis)*	0,15	25	Plusieurs in LAMOTTE & MEYER (1978)
Micromammifères *(Clethrionomys gareolus)*	3,8	1	PETRUSEWICZ *et al.* (1969) in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Invertebres			
Nématodes marins	9,4—10,4	0,4	DE BOVEE (1981)
Vers marins *(Arenicola marina)*	1,14	3	Plusieurs in WARWICK (1980)
Oligochètes *(Lumbricus terrestris)*	0,33—0,56	4—8	Plusieurs in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Oligochètes	1,1—2,1	2—4	Plusieurs in LAMOTTE & MEYER (1978)
Mollusques	0,13—5,8	1—13	Plusieurs in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Mollusques *(Cardium edule)*	0,69	3,5	Plusieurs in WARWICK (1980)
Crustacés *(Crangon septemspinosa)*	3,82	3	Plusieurs in WARWICK (1980)
Insectes	2,5—6,3	1—2	Plusieurs in LEVÊQUE *et al.* (1977)
Insectes (Hétéroptères)	9,8—11,8	0,25—0,3	Plusieurs in LAMOTTE & MEYER (1978)
Insectes (Acridiens)	9,6	0,3	
Microarthropodes du sol			
Oribates	1,6—7,5	0,25—2	Plusieurs in LUXTON 1982
Collemboles	1,4—4,8	—	*Ibid.*
Larves de Diptères	1,2—1,6	—	*Ibid.*

(croissance + reproduction), les chiffres obtenus à la Massane se rapprochent des Insectes et des Acariens Oribates; si on ne considère que la production de croissance, les chiffres seraient comparables aux valeurs les plus faibles qui ont été rapportées pour les Microarthropodes du sol. Ces dernières comparaisons pourraient être les plus vraisemblables, les Uropodides ayant une faible production de croissance lorsqu'on les compare à des groupes plus abondants comme les Acariens Oribates ou les Collemboles. Ces remarques montrent qu'il existe une certaine ambiguité concernant le rapport P/$\overline{B}$, les valeurs obtenues étant totalement diffèrentes selon que la production se restreint à la croissance ou englobe aussi la production de reproduction.

Le rapport P/$\overline{B}$ est très élevé chez *T. lamda* et *U. carinatus* parceque la biomasse moyenne de ces 2 formes litiéricoles est très faible à la Massane (Tableau 8: B) et que la production de reproduction pour la première et la production de croissance pour la seconde sont élevées. Abstraction fait de ces 2 cas, c'est *O. minimus* qui présente le taux de renouvellement de la biomasse le plus élevé, les autres Uropodides édaphiques ont un rapport P/B voisin de 5. *A. flagelliger* présente un rapport P/$\overline{B}$ plus faible que les Uropodides édaphiques, ce qui est en particulier dû à la longévité de cette espèce, qui subit un blocage temporaire de son développement pendant la phase phorétique (ATHIAS-BINCHE 1984).

Les Uropodides consacrent en moyenne 60% de leur production à la reproduction (Tableau 8: P%): bien qu'ils produisent peu d'oeufs, ceux-ci sont de grandes dimensions et la femelle consacre une grande partie de sa productivité à leur élaboration. Ce pourcentage est faible chez *U. carinatus* qui affecte la plus grande part de sa production à la constitution d'une carapace épaisse et sculptée.

3.10. Stratégies démographiques

On observe 2 types de populations édaphiques à la Massane, d'une part des espèces comme *O. minimus* et *T. lamda*, à natalité élevée, forte production de reproduction et mortalité juvénile importante, et d'autre part des formes à moindre natalité et à faible natalité juvénile. Les caractéristiques démographiques de ces différentes populations ont été comparées par 6 descripteurs choisis de façon à éliminer des données brutes par unité de volume ou de surface car *A. flagelliger* n'a pas été échantillonné de la même manière que pour le peuplement édaphique. Ont été retenus la fécondité, le taux de natalité annuel, la longévité moyenne, la mortalité juvénile, le rapport $P/\bar{B}$ et le pourcentage de la production affecté à la reproduction. Les espèces sont comparées 2 à 2 en utilisant le coefficient de corrélation de BRAVAIS-PEARSON.

La matrice des corrélations isole nettement 2 groupes d'espèces. On note un premier ensemble dont le noyau est constitué par la paire *P. quadrangularis* et *A. coriacea; N. catalonica* et *U. carinatus* se rattachent à ce noyau avec une corrélation légèrement plus faible que pour les 2 espèces précèdentes (Tableau 10). Le second groupe rassemble *O. minimus* et *A. flagelliger*, *T. lamda* constituant la liaison entre ce groupe et le noyau précèdent. Le premier groupe associe des espèces présentant des tendances K-stratège à faible natalité, le second groupe est représentatif des espèces plutôt r-stratèges. Entre ces 2 ensembes, *T. lamda* est une espèce-charnière, à la fois proche de *O. minimus* et *U. carinatus*. Les descripteurs qui sont les plus discriminants (= qui influencent le plus la variance) sont la natalité et la mortalité juvénile, puis la proportion P%; le rapport $P/\bar{B}$ varie par contre dans des limites moindres.

On a montré dans des travaux précèdents que la structure et la diversité des peuplements évoluent en fonction du degré de maturité écologique du sous-système sol (ATHIAS-BINCHE 1981b, 1983a). De la même façon, les stratégies démographiques peuvent être mises en parallèle avec le type de milieu.

On peut distinguer d'une part les populations à potentiel de croissance élevé et qui savent se disperser rapidement lorsque les conditions deviennent défavorables. Ce sont des espèces que BLONDEL (1975) a qualifié de «vagabondes» au sujet des Oiseaux: elles dépensent beaucoup d'énergie pour la reproduction et connaissent une forte mortalité juvénile, elles sont capables de coloniser des milieux neufs et leurs effectifs sont souvent très fluctuants. Les mécanismes de dispersion et de dissémination sont très élaborés. Ces notions s'appliquent aisément au cas des Uropodides et *A. flagelliger* en donne un exemple: il s'agit d'une espèce r-stratège à forte capacité de colonisation et phorétique obligatoire, à forte natalité

Tableau 10. Matrice des corrélations interspécifiques calculées sur 6 descripteurs: taux de natalité, fécondité, longévité moyenne, mortalité juvénile, rapport $P/\bar{B}$ et pourcentage de la production de reproduction P%

Ac	**.999**					
Np	**.992**	**.991**				
Uc	*.944*	.974	*.969*			
Tl	*.961*	*.968*	*.941*	*.931*		
Af	.904	*.931*	.866	.958	**.974**	
Om	.914	*.920*	.873	.843	**.978**	**.974**
	Pq	*Ac*	*Nc*	*Uc*	*Tl*	*Af*

Note: demi-gras: corrélations significatives à 99,9%; italique: corrélations significatives à 99%. *Ac: A. coriacea, Np: N. catalonica, Uc: U. carinatus, Tl: T. lamda, Af: A. flagelliger, Om: O. minimus, Pq: P. quadrangularis.*

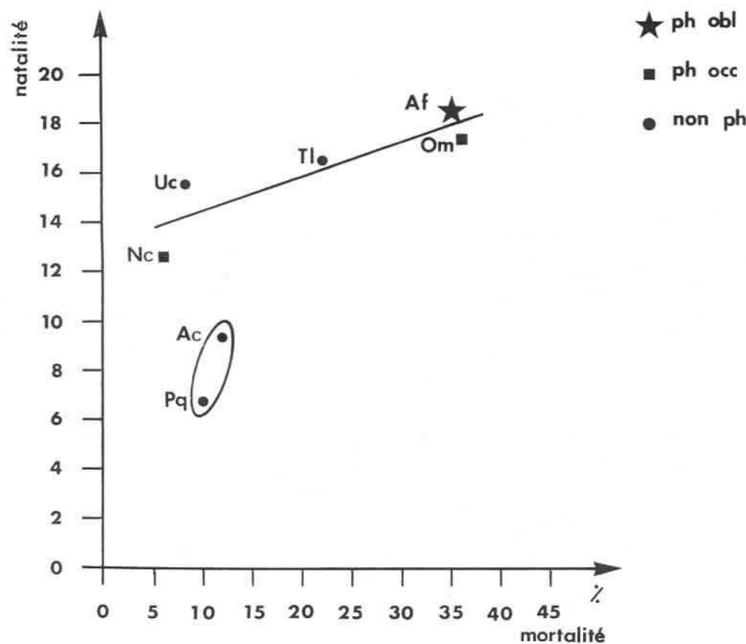


Fig. 10. Diagramme de la répartition des Uropodides de la Massane en fonction de la mortalité juvénile et du taux de natalité annuel. Pour les espèces, mêmes symboles qu'en Fig. 9; ph obl, ph occ, non ph: resp. formes phorètiques obligatoires, occasionelles et non phorétiques.

et dont les populations montrent des fluctuations saisonnières et des variations annuelles bien marquées (Athias-Binche 1984). On rencontre ce type de stratégie démographique chez les Uropodides qui colonisent des biocénoses éphémères, fluctuantes ou limitées dans l'espace: bois mort, guano, cadavres par exemple. On peut rencontrer aussi des populations r-stratèges dans le sol, elles sont capables de coloniser des sols juvéniles et pauvres en matière organique, comme les rankers à la Massane, ou encore des sols dégradés après des incendies de forêt. *O. minimus* est le cas type d'espèce opportuniste, euryèce et à forte capacité de colonisation. Cette espèce, très largement répandue en Europe, devient hyperdominante dans toutes les niches écologiques laissées vides par les autres populations édaphiques, souvent plus exigeantes. Elle peut s'adapter à des conditions dévaforables, voire singulières: c'est par exemple la seule espèce d'Uropodide capable de coloniser un substrat artificiel de cellulose pure placé *in situ* dans des sacs à litière. Enfin, c'est une forme à forte potentialité de dispersion puisqu'elle est phorétique facultative.

A l'opposé, dans des milieux plus stables et des sols plus évolués, les espèces migrent peu et ont une faible natalité; ce sont les espèces «casanières» de Blondel (1975). Chez les Uropodides, c'est le cas de *P. quadrangularis*, *A. coriacea* ou *N. catalonica* que l'on trouve surtout dans des mulls acides biologiquement actifs à la Massane. La phorésie facultative est moins fréquente chez ces espèces que chez les formes à tendances r-stratèges plus marquées.

De fait l'opposition r-K n'est vraiment nette que dans le cas d'exemples extrêmes et l'on peut rencontrer tous les cas intermédiaires. Pour illustrer ces transitions, on peut réaliser un diagramme de la position des espèces en fonction de la mortalité juvénile et du taux de natalité annuel, paramètres qui ont été considérés comme les plus explicatifs (Fig. 10).

Les formes r-stratèges se placent en haut et à droite du diagramme. On rencontre ensuite *T. lamda*, qui est franchement litièricole, puis *U. carinatus*, qui a une préférence moindre pour la litière (*cf.* Tableau 1, 1ère partie du travail). Enfin *N. catalonica*, qui vit indifféremment dans le sol et la litière, se place à gauche du diagramme. Toutes ces espèces s'alignent le long d'un gradient r-K très net. On remarque aussi un groupe de 2 espèces complètement isolées de l'alignement précèdent, il s'agit de *A. coriacea* et *P. quadrangularis*, espèces humicoles strictes, non phorétiques et à très faible natalité. Les résultats indiquent que la litière apparait comme un milieu plus instable que les strates sous-jacentes du sol: les variations thermiques et hydriques sont plus marquées, le cycle de la chute des feuilles et les variations saisonnières de l'activité de décomposition modifient le type d'activité des différents horizons de la litière. En outre, à la Massane, la structure et l'épaisseur de la litière sont fréquemment perturbées par le vent, qui est très fréquent et souvent violent en Roussillon (ATHIAS-BINCHE 1981 d). Les espèces plus humicoles vivent dans un substrat plus tamponné et plus stables, mais aux ressources trophiques plus limitées, ce qui fait qu'elles se rencontrent surtout dans les humus les plus évolués. Le résultat paradoxal de ces remarques est de constater que la litière abrite des populations aux stratégies démographiques plus proches de celles d'espèces de milieux non édaphiques que de celles des espèces humicoles, qui vivent pourtant dans le même sous-système sol.

Pour terminer, il convient d'ajouter que les résultats précèdents ne sont valables que dans le cas de la Massane, qui est une hêtraie méditerranéenne, donc un écosystème qui se situe à sa limite biologique. D'autre part, selon les conditions ou le degré d'évolution du milieu, une même espèce, voire une même population, peut glisser d'un mode r à un mode K. C'est le cas chez *A. flagelliger* par exemple: pendant les premières phases de colonisation, la population présente une dynamique r-expansive très marquée. Ensuite, au fur et à mesure de la décomposition du bois mort, la natalité diminue, l'émigration prend le pas sur l'immigration, la proportion des deutonymphes sédentaires augmente et la dynamique se rapproche d'un mode K. Certaines perturbations ou évènements imprévisibles peuvent aussi permettre de dévoiler une stratégie r jusque là peu apparente, c'est ainsi que *O. minimus* colonise activement un substrat artificiel, alors que dans le sol très riche de la chênaie à charmes de Meerdael, cette espèce vit en équilibre avec le reste de la communauté (ATHIAS & MIGNOLET 1979; ATHIAS-BINCHE 1981 b).

4. Conclusions générales

Bien que les Uropodides forment un groupe peu abondant pour des Acariens, ils constituent un modèle d'étude intéressant à la fois par leur variété morphologique et biologique, la gamme étendue des milieux colonisés et, ce qui n'est pas un maigre avantage, ce sont des animaux relativement peu abondants, donc d'étude plus rapide que la plupart des autres Acariens édaphiques, comme les Oribates.

Ces types biologiques variés vont de pair avec un spectre relativement large de valences écologiques et donc une gamme assez étendue de stratégies démographiques. Même en ne considérant que les peuplements édaphiques, on rencontre des espèces pionnières caractéristiques des sols juvéniles à faible nécromasse, qui ont toutes les caractéristiques des espèces r-stratèges. Dans les sols plus évolués et la litière, les espèces sont moins prolifiques et se placent le long d'un gradient r-K. Enfin dans les milieux plus tamponnés, comme l'humus, le type démographique tend nettement vers un mode K.

Les paramètres écologiques et démographiques des stratégies r et K tels qu'ils ont été défini par PIANKA (1970) et repris par de nombreux auteurs (par ex. KREBS 1978 ou BARBAULT 1981) ne sont pas tous appliquables aux Uropodides, d'une part parceque ces notions ont été élaborées d'après des études sur des peuplements de Vertébrés, les Lézards notamment, mais aussi parceque les Uropodides et de nombreux autres Acariens présentent des adaptations particulières: la phorésie et la parthénogenèse peuvent jouer un rôle important sur le type démographique. La présence d'un exosquelette inerte dont le poids relatif peut être très élevé chez de si petits Arthropodes peut biaiser la signification de données chiffrées

sur la production et le turn-over chez certaines populations. La taille des individus peut aussi avoir une signication différente de ce que l'on entend pour les Vertébrés; chez les Acariens du sol une petite taille peut-être un avantage dans certaines conditions: seules les formes de petites dimensions peuvent migrer en profondeur entre les interstices du sol pendant les épisodes de sécheresse et de chaleur. Les espèces plus grandes sont incapables d'atteindre les horizons profonds. C'est sans doute pourquoi les grandes formes, qui sont le plus souvent litièricoles, sont plus rares en milieu méditerranéen que dans les forêts caducifoliées tempérées (ATHIAS-BINCHE 1982b).

Si l'on veut comparer les paramètres démographiques des Uropodides, il est préférable de s'adresser à des formes colonisant des milieux comparables. Ainsi, *O. minimus* et *A. flagelliger* ont toutes deux une dynamique r-colonisatrice, mais les conditions de cette dynamique ne sont pas identiques: *O. minimus* est une petite espèce à durée de vie brève et à rapport P/B élevé alors que l'autre espèce est longévive et à faible P/B et surtout que ce sont les bilans migratoires qui jouent le rôle majeur de la dynamique de la population et des cycles saisonniers (ATHIAS-BINCHE 1984). Pour récapituler les principales caractéristiques démographiques, on retiendra 2 espèces édaphiques, *O. minimus* et *U. carinatus*, qui s'opposent par les dimensions, la démographie et la production. Il s'agit de 2 cas extrêmes et la majorité des Uropodides ont des stratégies intermédiaires.

Les 2 formes diffèrent par des paramètres classiques, comme la taille, la longévité, la natalité ou la mortalité juvénile (Tableau 11). On peut retenir aussi comme différence essentielle la gestion de la production: *O. minimus* consacre beaucoup d'énergie à la reproduction,

Tableau 11. Comparaisons des principaux paramètres intervenant dans les stratégies démographiques chez *O. minimus* et *U. carinatus*

Paramètres	*O. minimus*	*U. carinatus*	référence
biotope	peu spécialisé	litière	Tableau 1
climat	méditerranéen à tempéré froid	mésoméditerranéen	§ 3.2.
densité de population	variable selon le milieu	moyenne	§ 3.2.
communauté	diversité spécifique faible à forte	forte diversité	ATHIAS-BINCHE, 1981b
sténotopie	faible	moyenne à faible	Tableau 1
dominance	hyperdominante en substrat pauvre	jamais dominante	ATHIAS-BINCHE, 1981b
compétition interspécifique	variable selon le milieu	espèce limitée aux substrats riches	ATHIAS-BINCHE, 1983a
taille individuelle	faible	importante	Tableau 2
durée relative du développement	rapide	plus lente	Tableau 6
longévité	faible	moyenne	Tableau 5
parthénogenèse	oui	non	§ 3.2.
% production de croissance	faible	très importante	Tableau 8
% production de reproduction	importante	faible	Tableau 8
fécondité	faible	forte	Tableau 7
natalité	forte	moyenne	Tableau 7
mortalité juvénile	forte	faible	Tableau 7
courbe de survie	proche du type II	proche du type I	Fig. 9
P/B	élevé	élevé, mais forte production de scléro-cuticule	Tableau 8
croissance pondérale	sublinéaire	de type exponentielle	Tableau 6
phorésie	facultative	absente	

l'absence de mâles fait que la part de la part de la production dévolue à la croissance est réduite. Chez *U. carinatus* au contraire, une grande part de la production est affectée à la croissance, elle concourt au développement de mâles et à la constitution d'une carapace sclérifiée inerte à faible fonction métabolique, mais qui peut apparaitre comme un avantage pour l'économie de l'eau et la défense contre les prédateurs. La parthénogenèse peut constituer un avantage chez les espèces r-colonisatrices parceque la reproduction est possible dans des milieux pauvres où la densité de la population est faible. Chez les formes bissexuées la probabilité de rencontre des 2 sexes est en revanche faible lorsque le peuplement est très dilué.

L'exemple des 2 espèces considérées montre que l'on est en présence de 2 types de gestion de la production, de la reproduction et de l'occupation de l'espace qui sont très différents bien qu'il s'agisse de 2 formes édaphiques. Certains éléments de cette gestion sont intrinsèques et invariants, sauf intervention de facteurs génétiques, il s'agit par exemple de la taille relative de l'oeuf, la sclérotisation, le modèle de croissance pondérale ou encore l'existence de la parthénogenèse ou de la phorésie. D'autres paramètres peuvent au contraire varier sous l'influence des facteurs du milieu, comme la natalité, la mortalité ou la densité. C'est le cas notamment chez *O. minimus* qui est capable d'une certaine plasticité écologique.

Quelque soit notre notion anthropomorphique de tel ou tel avantage de différents types de gestion de la productivité ou de stratégies démographiques, il parait évident qu'une espèce ayant des caractéristiques démographiques proches de celle d'*U. carinatus* est incapable de résister à une perturbation intense du milieu. En revanche, *O. minimus* peut mettre en oeuvre des comportements plus variés: migration en profondeur, capacités de reproduction supérieure, possibilités d'ajuster les mues et l'émergence des adultes aux contraintes climatiques, présence de la phorésie facultative. C'est aussi une espèce faiblement dépendante de l'activité biologique du sol et de la litière, contrairement au cas de la majorité des Uropodides (ATHIAS-BINCHE 1982b). Ces atouts permettent à cette espèce de résister à des pertubations majeures du milieu, comme un feu de forêt: après un incendie de forêt ou dans des sols très érodés, *O. minimus* est pratiquement la seule espèce à subsister.

Pour terminer, je voudrais évoquer le rôle de la parthénogenèse sur la dynamique et les stratégies adaptatives des populations d'Invertébrés. Si la question de la parthénogenèse est souvent abordée d'un point de vue évolutif, biologique ou génétique, sa signification en écologie et en démographie est, à ma connaissance, rarement analysée [du moins dans les travaux francophones]. L'une des raisons est sans doute que les concepts de la dynamique des populations ont été pour la plupart élaborés à partir d'observations de peuplements de Vertébrés, animaux dont l'étude quantitative est plus aisée que chez les Invertébrés.

La parthénogenèse est pourtant un phénomène fréquent chez les Invétébrés, son rôle écologique est reconnu chez les parasites, et notamment les phytoparasites, qui présente des spectres variés de stratégies de reproduction pour répondre à des contraintes évidente de recherche d'un partenaire et d'adaptation au cycle de l'hôte. Comme les résultats du présent travail le suggèrent, la parthénogenèse joue une rôle important chez les formes libres qui sont opportunistes et ont des rendances r-stratèges. La parthénogenèse doit être considérée comme un paramètre significatif du type démographique chez les Invértébrés, ce n'est pas le seul facteur intervenant, mais il ne doit pas être négligé. Il est de fait que la parthénogenèse apparait comme un atout chez les espèces chez qui la production de reproduction est privilégiée. La parthénogenèse constitue un avantage lorsque la densité de la population est faible, notamment lorsque les conditions sont défavorables. La parthénogenèse géographique pourrait être notamment plus fréquente sur les marges de l'aire de distribution, c'est à dire dans des zones où les conditions ne sont pas optimales et où donc, les densités sont plus faibles que dans la zone centrale. La parthénogenèse favorisant, au moins en partie, l'essaimage des populations vers des milieux limites, on remarque, du moins chez les Uropodides édaphiques, que les formes parthénogénétiques ont une aire de répartition étendue et une grande gamme de biotopes. C'est le cas par exemple de *T. aegrota*

et *O. minimus*, qui se rencontrent dans toute l'Europe, qui colonisent aussi bien les sols de prairies, que les forêts et qui se récoltent jusqu'à 1000 m d'altitude. Cette règle n'est certainement pas absolue, mais il serait intéressant de vérifier cette hypothèse par des recherches sur les corrélations qui pourraient exister entre l'occurrence de la parthenogenèse et la démographie, la production, l'aire de distribution et les valence écologiques.

5. Résumé

La démographie de 6 populations d'Uropodides édaphiques a été suivie pendant 2 ans dans la hêtraie méditérranéenne de la Massane (Pyrénées-Orientales, France).

Les différentes générations sont repérées par une méthode graphique qui prend en compte la phénologie, les immatures en phase préecdysiale, la biomasse moyenne et le décompte des oeufs matures. En 2 ans de relevés, on observe au plus 2 générations complètes de l'oeuf à l'extinction des adultes. La longévité varie de 8 à 11 mois, dont 76 à 90% a l'état immature.

Les résultats de la première partie de ce travail permettent de distinguer des petites formes à maturité précoce, à croissance linéaire, à faible longévité et aux oeufs relativement gros, comme chez *O. minimus*, de formes plus grandes, à maturité plus tardive et à forte production de croissance.

Les bilans démographiques comparent la fécondité, la mortalité, la natalité, le taux net de reproduction et les courbes de survie chez 6 populations édaphiques et une population lignicole phorétique.

On distingue les formes à forte natalité et forte mortalité juvénile vivant dans des milieux pauvres ou instables, des formes de type démographique plus proche de stratèges K colonisant le sol et la litière et, enfin, des formes strictement humicoles à mortalité et à natalité très faibles. Les premières formes ont également une production de reproduction de reproduction élevée, les autres ont une production de croissance plus importante, surtout chez les espèces de grande taille. Le rapport P/B est voisin de 7 en moyenne, il est le plus élevé chez les petites espèces de type r-stratège.

On montre que chez les Uropodides, outre les critères classiques, la phorésie, la parthénogenèse et la masse relative de la cuticule jouent un rôle important dans la production et les stratégies démographiques.

Mots-clef: Uropodides, phénologie, courbe de survie, production, stratégies démographiques, parthénogenèse.

6. Bibliographie

Athias, F., & R. Mignolet, 1979. Colonisation de litières monospécifiques par les Uropodides (Acariens: Anactinotriches) d'une forêt Belge. In: E. Piffl (ed.), Proc. 4th Int. Congr. Acarology, 1974. Akademiai Kiadó, Budapest; 101—110.

Athias-Binche, F., 1977. Etude quantitative des Uropodides (Acariens: Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Caractères généraux de peuplement. Vie Milieu **27** (2), C: 157—175.

— 1978/79. Etude quantitative des Uropodides (Acariens: Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Eléments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910). Vie Milieu **28/29** (1), C: 35—60.

— 1979. Observations morphologiques sur *Allodinychus flagelliger* (Berlese, 1910) au cours du développement postembryonnaire (Acariens: Uropodides). Acarologia **20** (1), 44—57.

— 1981 a. Contribution à la connaissance des Uropodides libres (Arachnides: Anactinotriches) de quelques écosystèmes forestiers européens. Thèse d'Etat Paris VI, 308 pp.

— 1981 b. Différents types de structure des peuplements d'Uropodides édaphiques de trois écosystèmes forestiers (Arachnides: Anactinotriches). Acta Oecologica, Oeco. Gene. **2** (2), 153—169.

— 1981 c. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. Vie Milieu **31** (2), 137—147.

— 1981 d. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 2. Stations d'étude, méthodes et techniques, facteurs du milieu. Vie Milieu **31** (3/4), 221—241.

— 1982 a. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes de trois écosystèmes forestiers. 3. Abondance et biomasse des Microarthropodes du sol, facteurs du milieu, abondance et distribution spatiale des Uropodides. Vie Milieu **31** (1), 47—60.

— 1982 b. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 4. Abondance, biomasse, distribution verticale, sténo- et eurytopie. Vie Milieu **32** (3), 159—170.

— 1983 a. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 5. Affinités interspécifiques, diversité, structures écologiques et quantitatives des peuplements. Vie Milieu **33** (1), 25—34.

Athias-Binche, F., 1983b. Ecologie des Uropodides édaphiques (Arachnides: Parasitiformes) de trois écosystèmes forestiers. 6. Similarités interstationnelles, conclusions générales. Vie Milieu **33** (2), 93—109.
— 1984. La phorésie chez les Acariens Uropodides (Anactinotriches), une stratégie écologique originale. Acta Oecologica, Oeco. Gene **5**, 2, 119—133.
— & G. O. Evans, 1981. Observations on the genus *Protodinychus* Evans, 1957 (Acari: Mesostigmata) with description of the male and phoretic deuteronymph. Proc. Roy. Irish Acad. **81** B (4): 25—36.
— & N. A. Fernandez (sous presse). Analyse démographique d'une population d'*Hydrozetes lemnae* Coggi, Acariens Oribate inféodé à la lentille d'eau *Lemna gibba* L. en Argentine. 2. Les relations prédateur/proie.
Barbault, R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. Coll. Maitrise de Biologie. Masson, Paris, 200 pp.
Blondel, J., 1975. Stratégies démographiques et développement de l'écosystème. In: J. C. Ruwet (éd.), Problèmes lies à la gestion de la faune des Hautes Fagnes et de la Haute Ardenne. C. R. Coll. Univ. Liège: 71—99.
Bovee, F. de, 1981. Ecologie et dynamique des Nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer). Thèse d'Etat, Paris VI, 194 pp.
Fernandez, N. A., & F. Athias-Binche (sous presse). Analyse démographique d'une population d'*Hydrozetes lemnae* Coggi, Acarien Oribate inféodé à la lentille d'eau *Lemna gibba* L. en Argentine. 1. Méthode et technique, analyse de la démographie d'*H. lemnae* et comparaisons avec d'autres Oribates.
Grandjean, F., 1969. Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification en 3 groupes majeurs. Terminologie en *soma*. Acarologia **11**, 796—827.
Harding, J. P., 1949. The use of probability paper for a graphical analysis of polymodal frequency distribution. J. mar. biol. Assoc. U.K., **28** (1), 141—153.
Krebs, C. J., 1978. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 2nd ed., Sharper International, N.Y., 678 pp.
Lamotte, M., & J. A. Meyer, 1978. Utilisation du taux de renouvellement P/B dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes. C. R. Acad. Sci. Paris, 286 (D) **19**, 1387—1390.
Lavelle, P., 1978. Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): peuplements, populations et fonction dans l'écosystème. Thèse d'Etat Paris VI, 301 pp.
Legendre, L., & P. Legendre, 1979. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson/Presses Univ. Québec, 197 pp.
— — 1979b. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. Masson/Presse Univ. Québec, 247 pp.
Levêque, C., J. R. Durand & J. M. Ecoutin, 1977. Relations entre le rapport P/B et la longévité des organismes. Cah. ORSTOM Hydrobiol., **11** (1), 17—31.
Luxton, M., 1982. Quantitative utilization of energy by the soil fauna. Oikos **39** (3), 342—354.
Mitchell, M., 1977. Population dynamics of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. Pedobiologia **17**, 305—319.
Pianka, E. R., 1970. On r- and K-selection. Amer. Nat. **104**, 592—597.
Southwood, T. R. E., 1978. Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Chapmann & Hall, London, 524 pp.
Suomalainen, E., A. Saura, & J. Lokki, 1976. Evolution of parthenogenetic insectes. Evol. Biol. **9**, 209—257.
Thiebaut, B., 1982. Existe-t-il une hêtraie méditerranéenne distincte des autres forêts de hêtre en Europe Occidentale? Vegetatio **50** (1), 23—42.
Warwick, R. M., 1980. Population dynamics and production of benthos. In: K. R. Tenore & B. C. Coull (eds.), Marine benthic dynamics. Univ. South Carolina press: 1—24.
Williamson, M., 1972. The analysis of biological populations. Edward Arnolds, London, 180 pp

Adresse de l'auteur: Dr. Françoise Athias-Binche, Laboratoire Arago, F - 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

Synopsis: *Original scientific paper*

ATHIAS-BINCHE, F., 1985. Analyses démographiques des populations d'Uropodides (Arachnides: Anactinotriches) de la hêtraie de la Massane, France [Demographic analysis of Uropodid mite populations (Arachnida: Anactinotrichida) in the Massane beechwood forest, France]. Pedobiologia **28**, 225—253.

The demography of 6 populations of soil living Uropodina was studied during 2 years in the Massane mediterranean beech forest (Pyrénées-Orientales, France).

The successive generations are distinguished using a graphical method taking into account phenology, immature stages in preecdysial phase, average biomass and number of mature eggs in females. During a 2 year period, one can observe at most 2 complete generations running from egg to death of the last adult. Longevity varies from 8 to 11 months, of which 76 to 90% are spent at immature stage.

Results of the first part of the present work allow to distinguish small species, sexually precocious, short lived, with linear growth curve and relatively large eggs, as in *O. minimus*, from other species, larger, sexually later, with higher production rate devoted to growth.

Demographic assessments allow comparison of fecundity, death rate, birth rate, net reproductive rate and survivorship curve in 6 soil living populations and 1 wood living phoretic species.

One can distinguish populations with high birth rate, high mortality of the young stages which inhabit poor or unpredictable habitats, from populations exhibiting demographic parameters more related to K-selection which live in litter or soil, and then from strictly humicolous populations with very low mortality and low birth rate. The first types of populations have also a high rate of the production devoted to reproduction, whereas in the other populations, the part of the production is higher for growth, especially in the larger species. Average P/B ratio reaches 7, it is the highest in the r-selected small species.

It is shown that in Uropodina, in addition to the classical parameters, phoresy, parthenogenesis and relative mass of the cuticle play an important part in production and demographic strategies.

Key words: Uropodina, phenology, survival curves, production, demographic strategies, parthenogenesis.